Revision der unter Cicindela lunulata F. im Weltkatalog der Cicindelinae zusammengefaßten Formen

(Coleoptera, Cicindelidae)

Von **Karl Mandl**

Allgemeiner Teil

»...ce chaos serait entièrement à reviser.«
E. Rivalier 1967

Dieser Satz Rivaliers (1967), eines Fachmannes auf diesem Gebiet, soll dieser Revision als Motto dienen. Rivalier starb nach langer Krankheit 1981, ohne dieses Chaos in einer Revision gelichtet zu haben. Dies spricht für die Schwierigkeit dieser Aufgabe.

Ein jahrzehntelanges Studium dieser Gruppe, Sammeln von Material, Literatur und vor allem Gedanken über den Lebensraum der *lunulata*-Gruppe ermutigte mich, aus diesem Chaos Gestalt werden zu lassen. Die historische Zoogeographie bereitete den Weg, ein nüchternes Bild der heutigen Verbreitung zu geben und die wahren Rassen dieser Gruppe zu klären.

Die Fabriciussche Art *lunulata* gehört nebst einer größeren Zahl anderer Formen zu einer Gruppe von Cicindelinen, die Jeannel 1946 zu einer eigenen Gattung *Lophyridia* erhoben hat. Rivalier, 1950, folgt ihm hierin nicht nur, sondern geht in der Aufspaltung der Großgattung *Cicindela* noch viel weiter, so daß es zur Aufstellung einer Vielzahl von oft monotypischen Gattungen kommt. Ich begrüße diese Vorgangsweise nicht, da der Systematik dadurch nicht geholfen wird; Zusammenhänge werden zerrissen. Auch der Wissenschaft wird damit nicht gedient, da zum Beispiel ein Zoogeograph mit solchen aus einer Atomisierung hervorgegangenen monotypischen Genera nur wenig anzufangen weiß. Gerade die Gattung *Lophyridia* aber wurde in den letzten Jahren vielfach in der Literatur erwähnt, so daß auch mir nichts anderes übrigbleibt, als diesen Status notgedrungen zur Kenntnis nehmen zu müssen.

Jeannels Genustypus ist die Form *cristipennis* W. Horn, die er als Art auffaßt, im Gegensatz zu W. Horn, der sie als Subspecies der *dongalensis* Klug beschrieben hat. Rivalier stellt folgende Arten der paläarktischen Region zu dieser Gattung: *sturmi* Ménétr., *caucasica* Adams, *concolor* Dej., *fischeri* Adams, *lunulata* F., *alboguttata* Klug, *aulica* Dej., *aphrodisia* Baudi und *dongalensis* Klug. Eine Reihe weiterer orientalischer Arten interessieren hier nicht weiter, sie sind übrigens auch nur entfernt mit der Art *lunulata* F. verwandt, um vorläufig bei diesem Status zu bleiben.

Betrachtet man den Lebensraum der angeführten Arten, dann fällt auf, daß der Großteil derselben mit wenigstens einer Form im turkmenisch-iranischen Gebiet lebt. Die wenigen Ausnahmen *(aphrodisia, concolor, dongalensis* und *alboguttata)* leben in unmittelbar benachbarten Räumen. Es spricht alles dafür, daß das Entwicklungszentrum der ganzen Gruppe in dem eben genannten Gebiet liegt (vgl. auch Mandl 1938). Zu dem gleichen Ergebnis kommt auch Kolbe (1935).

Daß Rassen der einen oder der anderen Art heute in weit entfernten Gebieten leben ist dabei völlig belanglos, da diese im Verlauf der Ausbreitung diese Gebiete erreicht haben. Die heutige Verbreitung der *lunulata*-Formen beweist das eben Gesagte. Während mehrere Formen noch im genannten Entwicklungszentrum leben, finden sich andere im äußersten Westen Nordafrikas, andere in Südarabien und der gegenüberliegenden afrikanischen Küste, wieder eine andere in Ostasien und eine letzte in Zentralasien, in West- und Mitteleuropa, in ganz Südeuropa und den Mittelmeerinseln und an den Küsten Kleinasiens. Die Ausbreitung auch in die entferntesten Gebiete wäre im allgemeinen zwanglos erklärbar, in einzelnen Fällen aber nicht.

An solchen Tatsachen scheiterte die Schaffung einer befriedigenden Systematik für diese Gruppe, die in verschiedenen Varianten mehrmals versucht wurde (W. Horn 1891 und 1926, Ganglbauer 1892, Grandi 1906, Mandl 1934, Kolbe 1935, Schilder 1952 und 1953 und Cassola 1973), so daß Rivalier 1967 den eingangs als Motto verwendeten Satz schreiben konnte.

Unerklärliche Verbreitungsbilder gibt es in dieser Gattung noch mehrere, z. B. jenes der *Lophyridia aphrodisie* Baudi, die in Syrien lebt und auf den großen Mittelmeerinseln Cypern, Rhodos und Sizilien, oder *Lophyridia aulica* Dej., die an den Küsten Arabiens und Ost- und Westafrikas beheimatet ist, mit einer Population aber auch an der Südspitze Moreas. Diese Population ist vollkommen isoliert und ein Dorthingelangen etwa über das südliche Rußland oder über Kleinasien, ohne sichtbare Spuren zu hinterlassen, ist völlig ausgeschlossen. In diesen Fällen ist eine Ausbreitung nur über das Mittelmeer denkbar, wobei aber die angebotenen Landbrückentheorien nicht verwendbar waren, da an den festländischen Ausgangspunkten die jeweiligen Arten nicht vorkommen oder jemals vorkamen.

Die Möglichkeit einer direkten Ausbreitung über das Mittelmeer konnte aber erst real in Betracht gezogen werden, als die Hypothese einer Austrocknung dieses Meeres im ausgehenden Miozän, also vor etwa sechs Millionen Jahren, durch Forschungsergebnisse zur Gewißheit wurde. Sie ist heute eine unwidersprochene Lehrmeinung in der Erdgeschichte. Unter diesem Aspekt erscheinen die Ausbreitungswege der Formen der *lunulata*-Gruppe und rückschließend auch die Annahme ihres Evolutionszentrums im turkmenisch-iranischen Raum erst logisch begründet. Die Systematik aber kann damit in eine völlig neue Form gebracht werden, die, im Gegensatz zu allen früheren Versuchen, als befriedigend bezeichnet werden kann.

Auf nähere Einzelheiten dieses folgenschweren Ereignisses der Austrocknung des Mittelmeeres, wie Ursache, Beginn, Art und Weise (sie erfolgte in zwei Phasen), Bildung von Restseen in Depressionen, Menge und Art des Salzgehaltes dieser, Einwanderung der

Fauna und vieles andere mehr, kann hier nicht näher eingegangen werden, es kann nur auf die einschlägige Literatur, die jüngsten Datums ist, verwiesen werden (Hsü, K. J. 1974, 1979; Gvirtzman, G. und Buchbinder, B. 1977). Nur aus der Publikation von Hsü sei folgendes zitiert: „... eine Synthese aller verfügbaren Daten, gewonnen aus Bohrkernen und landgeologischen Untersuchungen, läßt keine andere Alternative als jene zu, daß das unwahrscheinliche Ereignis in der Tat vor fünf Millionen Jahren stattgefunden hat..." und „... es kann erwartet werden, daß Fachleute in anderen Disziplinen der Naturwissenschaften den Wert der Erkenntnis der Austrocknung dieses tiefen Beckens erkennen und für ihre eigenen Probleme nutzen können..."

Der Gegenstand der vorliegenden Studie, die unter *lunulata* F. zusammengefaßten Formen, sind die Taxa *lunulata* F., *littoralis* F.[1]), *nemoralis* Oliv. und *aulicoides* Sahlb.[2]). Sie werden von Publikation zu Publikation ganz verschieden bewertet. Im folgenden sei die Geschichte ihrer Systematik kurz beleuchtet.

Lunulata F. 1781, *littoralis* F. 1787 und *nemoralis* Oliv. 1790 wurden als Arten, *aulicoides* Sahlb. 1913 als Subspecies zur *lunulata* beschrieben. W. Horn, der sich als erster mit dieser Gruppe in zusammenhängender Weise in seiner Monographie der paläarktischen Cicindelen 1891 beschäftigte, deutet die Fabriciussche *lunulata* falsch. Zudem gibt er ein falsches Erscheinungsdatum 1787, nämlich das der *littoralis*, an. W. Horns *lunulata* ist eindeutig die schwarze Aberration der *littoralis* mit zusammenhängenden Apikalmakeln, weshalb er sie auch als ap-Form der *lunulata* F. bezeichnet. In der Beschreibung in seiner Monographie bezeichnet er sie als „... schwarz, matt...". Die Untersuchung des Fabriciusschen Typus in der Sammlung Banks (Brit. Mus.) durch Britton ergab, daß das Exemplar glänzendschwarz und identisch mit der ebenfalls glänzendschwarzen, später beschriebenen *barbara* Cast. 1840 ist. Aufschlußreich ist auch die Namensliste in W. Horns Monographie (S. 159/160) und der systematische Katalog (S. 187). Er verwendet bei der Aufzählung der Abänderungen niemals das Wort „Race", das er bei anderen *Cicindela*-Arten benutzt, sondern spricht ausschließlich von „Formen". Dieserart sind also sämtliche in seinem Katalog angeführten Namen als Synonyme zu deuten. Dafür spricht auch die Einteilung seiner Abänderungen, die ich im Wortlaut anführe:

„Bei der großen Zahl von Varietäten dieser Art ist es zweckmäßig, dieselben folgendermaßen einzuteilen:

1. Alle Variationen, bei welchen die 4 Mittelflecken getrennt sind,
2. alle Variationen, bei welchen die 2 Mittelflecken verbunden sind,
3. alle Variationen, bei welchen 3 oder 4 Mittelflecken verbunden sind,
4. alle Variationen, bei welchen ein Fleck oder mehrere fehlen".

---

[1]) Da die Schreibweise dieses Wortes damals nicht einheitlich war, kann die von Fabricius verwendete nicht als fehlerhaft bezeichnet werden. Eine Emendation in *litoralis* erscheint daher nicht notwendig.

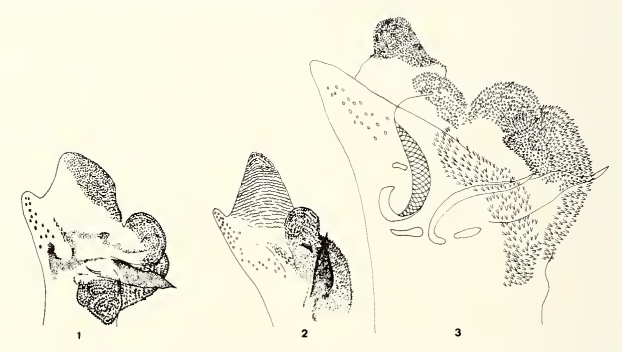
[2]) Die übrigen im Katalog unter *lunulata* F. angeführten Namen sind wahrscheinlich ausnahmslos Aberrationsbezeichnungen, haben daher nur im infrasubspezifischen Rang und werden in dieser Studie nicht berücksichtigt. Ihre Zuordnung zu einer der Arten wird in einer eigenen Studie erfolgen.

Am Ende findet sich dann noch eine Anm. 3. „Keine Varietät scheint lokal zu sein, weder die 4 Reihen (als solche) an und für sich, noch die einzelnen Varietäten."

Konsequent bleibt W. Horn auch bei der Abfassung seines im Jahre 1926 erschienenen Weltkataloges der „Subfamilie Cicindelinae", in dem er 54 Namen unter *lunulata* F. anführt. Von diesen sind nur zwei mit einer arabischen Ziffer versehen, was bedeutet, daß W. Horn sie als halbwegs fixierte Formen, sozusagen als Unterrassen, aber noch keineswegs als Subspecies betrachtet, die er im Katalog mit römischen Ziffern bezeichnet. Alle anderen Namen sind als Synonyme klassifiziert. Der nomenklatorische Status ist also bei allen Formen, ohne Ausnahme, gleich null.

W. Horn ist als Systematiker bekannt, der zusammenfaßte, wo immer er glaubte es verantworten zu können, in der Absicht, die Systematik der Cicindelinae (die er auch nur als Subfamilie der Carabidae bewertete) einfacher zu gestalten. Er erreichte damit genau das Gegenteil, wie es beispielsweise seine *Cicindela hybrida* zeigt, zu der er 18 Subspecies (mit römischen Ziffern versehen) stellte. Der ganze Komplex stellt aber sechs wohl von einander unterscheidbare Arten dar. Die Entflechtung der Großart *hybrida* L. war meine zweite größere Arbeit, zu welcher mir W. Horn sein gesamtes Material großzügig zur Verfügung stellte.

Diese Trennung war relativ einfach zu bewerkstelligen, da eine genitalmorphologische Untersuchung bereits im äußeren Bau des männlichen Genitalorgans eindeutige Unterschiede zeigte. Es bedurfte kaum der vergleichenden Prüfung der Chitinteile im Penisinnensack, um die artliche Trennung sicherzustellen.



Penisendstück mit ausgestülptem Innensack eines Exemplares der Art 1. *Lophyridia nemoralis* Oliv. s. str., 2. *Lophyridia littoralis conjunctepustulata* Dokhtouroff, 3. *Lophyridia nemoralis quadripunctata* Rossi.

Die Untersuchung und Determination der Arten und Rassen mit Hilfe der sklerotisierten Platten und Leisten im Innensack des Penis führte ich als Arbeitsmethode in meiner Erstlingsarbeit über „*Cicindela lunulata* F. und ihre Rassen" (1934) ein. Es war mir mit Hilfe der fundamentalen Unterschiede eines zahnförmigen Chitinorgans im Penisinnensack gelungen, zwei äußerlich nicht unterscheidbare Formen, die beide als *nemoralis* Oliv. angesehen wurden, als verschiedene Subspecies zu identifizieren. In eben dieser Arbeit habe ich aus dem gleichen Grund noch weitere Formen als Subspecies abspalten

können, ging aber nicht so weit, die sehr verschiedenartige Ausbildung des erwähnten Chitinzahns zur Charakterisierung eigener Arten zu verwenden, da mir, anders als bei *C. hybrida* s. l., das fast gleichartige Aussehen der Penisröhre dazu keine Veranlassung gab.

Auch für diese Arbeit stellte mir W. Horn sein gesamtes Material zur Verfügung, da ich praktisch über kein gewichtiges eigenes verfügte. Das erklärt, warum auch ich in dieser Arbeit die Hornschen Determinationen als richtig hinnahm und den gleichen Fehler wie Horn wiederholte. Ich verwechselte die schwarz gefärbte Aberration der *littoralis* F. mit *lunulata* F. Auch Kolbe (1935) und Schilder (1952, 1953) machten in dieser Hinsicht keine Ausnahme.

Schilder würdigte in seiner Biotaxonomie (1952) die von mir angefertigten Verbreitungsbilder und wertet Kolbes anders aufgefaßte Verwandtschaft der einzelnen Formen als weiteren Fortschritt. Die Schildersche Betrachtungsweise in seiner nächsten Publikation (1953) als Superspecies fand keinen Widerhall, da sie im Gegensatz zur allgemein anerkannten Nomenklatur steht.

Die Richtigstellung der Fehldeutung der *lunulata* F. durch alle Autoren, die sich seit Horn mit dieser Art befaßt haben, erfolgte erst 1973 durch Cassola. Er bringt den Nachweis, daß *lunulata* F. und *littoralis* F. zwei verschiedene Arten sind, als welche sie deren Autor auch aufgestellt hat. Die erstere ist jene Form, die Castelnau 1840 dann noch einmal als *barbara* beschrieben hat. Diese Feststellung ist so ziemlich das einzige, was bisher entwirrt ist, ein kleiner Bruchteil dessen, was vorderhand noch derart verflochten ist, daß sich kein klares Bild von den Zusammenhängen ergeben kann. In diesem Sinn äußerte sich auch Rivalier (1967), als er »... une race locale bien caractérisée...« vor sich hatte und von ihr schreibt: »...Si je ne propose pas présentement pour elle un nom nouveau c'est que *nemoralis* est déjà une sousespèce et qu'une définition compréhensible de ses nombreuses sous-races exigerait un lourd travail de discrimination et de regroupement. La nomenclature est présentement encombrée d'une masse de dénominations de valeur inégale et dont beaucoup ne désignent que des formes accidentelles...«. (Diese »race locale« erwies sich allerdings als die bereits bekannte ssp. *conjunctepustulata* Dokhtourov[1]), wie ich an Hand einer mir in dankenswerter Weise vom Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris zur Verfügung gestellten kleinen Serie feststellen konnte).

Die Unmöglichkeit zu einer als Subspecies geltenden Form eine weitere, sicher einen Namen verdienenden Form auch als Subspecies zu beschreiben, hat in mir schon lange den Plan reifen lassen, drastische Trennungsstriche insofern zu ziehen, als ich vier der Formen des *lunulata*-Komplexes als Arten auffasse. Bei dreien, *lunulata* F., *littoralis* F. und *nemoralis* Oliv. ist es nur die Wiederherstellung des ursprünglichen Status, nur bei *aulicoides* Sahlb. eine Rangerhöhung. Zu *nemoralis* sei eine bemerkenswerte Äußerung Schatzmayrs aus dem Jahre 1936 wiedergegeben: »... io credo si dovrà tosto o tardi come specie a sè...«.

---

[1]) Nach den Nomenklaturregeln sind diese beiden Worte ohne Bindestrich als ein Wort zu schreiben. Das Eigenschaftswort heißt conjuncta (das ae ist unrichtig). Da phonetisch wohlklingender ändere ich das a in e um.

Die Berechtigung zu dieser Auffassung gibt mir die Tatsache, daß zum Beispiel *lunulata* F. und *littoralis* F. sympatrische Arten sind und ebenso leben auch *aulicoides* Sahlb. und *littoralis* (in ihrer ssp. *conjunctepustulata* Dokhtouroff) gemeinsam an westiranischen Seeufern. Die vierte Art, *nemoralis* Oliv., könnte an einer einzigen Stelle ihres Tausende von Kilometern langen Verbreitungsgebietes und zwar an dessen westlichstem Ende, Kontakt mit der Art *littoralis* gefunden haben. Bestimmt nicht mehr heute, wahrscheinlich im Pliozän, spätestens im Riß- oder Würmglazial. Doch dürften in der Eiszeit genetische Schranken bereits so stark wirksam gewesen sein, daß eine fruchtbare Fortpflanzung nicht mehr möglich war. Ich glaube daher mit Recht auch für *nemoralis* den Status einer Art annehmen zu können.

Im ersten Augenblick mag das übertrieben erscheinen. Würde man aber den gegenwärtigen Status beibehalten, dann hätte eine ganze Reihe wohl unterscheidbarer Formen der *nemoralis* zum Beispiel, infrasubspezifischen Rang und würden damit in der Synonymie untergehen. Um das zu verhindern, müßte man den für solche Formen notwendigen quaternären Namen so schreiben, daß der Subspeciesname in Klammern gesetzt wird, was zur Folge hätte, daß seine Zählung verhindert wird. Dies entspräche zwar formal den Nomenklaturregeln, ist aber umständlicher, weshalb ich es vorziehe, die einfachere Vorgangsweise, die Trennung in Arten, zu wählen.

Die heutige Verbreitung der Gattung *Lophyridia* bezeichnet Rivalier als „in gleicher Weise afrikanisch wie indomalayisch, aber mit einem viel deutlicherem Einbruch in die paläarktische Region als bei der Gattung *Myriochile*. Trotz ihres äußerlich unähnlichen Aussehens bilden die *Lophyridia*-Arten eine sehr homogene und gut definierbare Gruppe, die eine weitere Unterteilung nicht rechtfertigen würde". Diese Verbreitungsart ist konform mit der von Geologen und Zoogeographen geäußerten Ansicht, die gleichzeitig näheren Aufschluß über die Herkunft gibt. Franz z. B. schreibt (1970): „Nun (nach dem Obereozän) folgte die Periode intensiver Gebirgsbildung mit gleichzeitigem Rückzug des Meeres aus den heutigen Festlandgebieten und die Ausbreitung der Sivalikfauna über die neuen Landverbindungen in den weiten, von Hinterindien über Südasien bis Afrika und Europa reichenden Raum." Das trifft natürlich auch für alle Arten des Genus *Lophyridia* zu.

Nur ein Teil der Formen des Genus *Lophyridia* gehört der paläarktischen Region an und die für diese Studie relevanten Arten überschreiten die Grenzen dieser Region praktisch nirgends. Ihr heutiges Hauptverbreitungsgebiet ist der pontisch-mediterrane Raum, war es aber in früheren Erdperioden sicher nicht. Er war vermutlich durch die Küsten der Tethys bedingt, reichte also von Ostasien bis weit über die heutige Atlantikküste Europas hinaus. Durch die Verlandung dieses Meeres, zuerst in Zentralasien, wurde ihr Lebensraum auf die zurückbleibenden Seenplatten eingeengt, an deren Ufern wir sie heute noch überall antreffen. Eine weitere Veränderung des Lebensraumes erfolgte dann durch die Austrocknung des Mittelmeeres. Wie sich diese Ereignisse auf die einzelnen Arten ausgewirkt haben könnte, soll im folgenden Abschnitt klarzustellen versucht werden.

Die Systematik einer Gruppe kann nur befriedigen, wenn sie mit den entwicklungsgeschichtlichen Erkenntnissen übereinstimmt. Diese hängen mit Entstehungsraum und

Ausbreitungsgeschichte zusammen. Über ersteren kann bei der in dieser Studie abgehandelten Gruppe kein Zweifel aufkommen, es ist der turkmenisch-iranische Raum. Bezüglich der Ausbreitungswege aber muß man sich vorher vom Bild der heutigen Verbreitung völlig loslösen, es ist nur die augenblickliche Schlußphase eines vor Millionen Jahren eingeleiteten Vorgangs.

Aus einer gemeinsamen Ursprungsform hat sich eine Form *aulicoides* Sahlb. entwickelt, die durch alle ihre Eigenschaften deutlich an den Zusammenhang der *lunulata*-Gruppe mit der *aulica-aphrodisia*-Gruppe erinnert. Ihre heutige Verbreitung ist relativ einfach zu erklären. Die Entstehung erfolgte sicher im iranischen Raum, wo sie heute noch an den Ufern der in Südwest-Iran gelegenen großen Salzseen zusammen mit einer anderen Form der *lunulata*-Gruppe, der Form *conjunctepustulata* Dokhtouroff, vorkommt. Ihre Ausbreitung erfolgte über Mesopotamien, Syrien, das Jordantal, Ägypten, die Sinaihalbinsel bis zu den Küsten beiderseits des Roten Meeres. Eine zweite, aus der gemeinsamen Urform entstandene Form hat einen weit größeren Raum besiedelt, vom Süden Irans angefangen bis weit über die Nordgrenze des heutigen Persiens hinaus. Nicht durchschaubare Ereignisse oder Gegebenheiten waren die Ursache einer Aufspaltung in zwei Formen, die auch zwei verschiedene Lebensräume besiedelten. Die eine Form, die spätere *littoralis* F., besiedelte das südliche, die zweite, spätere *nemoralis* Oliv., das nördliche Gebiet Irans. Nur die erstere konnte sich in der Folge weit nach Osten ausbreiten und erreichte die Küste des Pazifischen Ozeans, während die zweite über die Grenzen der heutigen Sowjetrepubliken Kasachstan, Usbekistan und Tadschikistan ostwärts nicht hinauskam. Die Auffaltung des östlicheren Gebietes zu hohen Gebirgen könnte eine Ursache gewesen sein. Beide aber weiteten ihren Lebensraum auch nach Westen aus und besiedelten das im Miozän ausgetrocknete Becken des Mittelmeeres, das mit seinen durch das später einströmende Wasser der Parathetys im Übermaß vorhandenen Brackwasserseen optimale Biotope für diese Sandläuferformen zur Verfügung stellte. Dieses Becken bildete sozusagen ein sekundäres Evolutionszentrum, das eine explosionsartige Entwicklung neuer Formen gestattete, die letzten Endes zur Entstehung der *lunulata* F. s. str. führte, die sich aus der Form herausbildete, die den südlichen Ausbreitungsweg nahm, das ist *littoralis* F.

Die beiden aus dem Ursprungsgebiet stammenden Ausbreitungsströme standen weitestgehend miteinander in Kontakt, so daß ein ständiger Genfluß vermutet werden kann, was zu keinen größeren morphologischen Differenzierungen geführt haben dürfte. Wohl aber werden an manchen Orten verschiedenartige Biotope entstanden sein, was zu Isolierungen und eigenständiger Weiterentwicklung, also zur Bildung eigener Rassen geführt haben muß. Solche Rassen sind zum Beispiel auf Cypern, Rhodos, Kreta, Sardinien mit Sicherheit entstanden, an anderen Orten mit größter Wahrscheinlichkeit auch, doch ebenso wieder verschwunden. Ebenso sicher ist, daß bei einem Wegfall der Isolierung durch Änderung der topographischen Verhältnisse, über die wir vollkommen uninformiert sind, eine Vermischung benachbarter Rassen eintrat. Bei einigen der heute lebenden Formen ist eine andere Entstehungsmöglichkeit einfach undenkbar. Solche Mischformen sind sowohl am Ostrand wie auch am Westrand des Mittelmeerbeckens entstanden, und gerade diese Mischformen sind es, die bisher jeden Versuch einer systematischen Ordnung erschwerten.

Das Wiedereinströmen des Meeres im späten Tertiär drängte alles Landtierleben im Mittelmeerbecken an dessen Küsten, wo nun eine Stabilisierungsphase der Eigenschaften eingetreten ist. Soweit der Genfluß durch Isolierung unterbunden war, bildeten sich geographische Rassen, mitunter auf kleinstem Raum, was zur Schaffung des Begriffs „mirkogeographische Rasse" führte. Soweit aber der Genfluß möglich war, entstanden Ketten von einander benachbarten Populationen, die sich von einander entweder gar nicht oder in zumeist unbedeutenden und unauffälligen Eigenschaften unterschieden, wie in der Dichte des Haarkleides oder in der Intensität der Zeichnung oder in der Färbung der Körperoberseite.

Auf Einzelheiten soll nicht hier, sondern gelegentlich der Besprechnung der einzelnen Formen näher eingegangen werden. Die vorstehenden Ausbreitungshypothesen sind ein erster Versuch zur Klärung der Verhältnisse. Wenn weitere Ergebnisse der Erforschung der topographischen Gegebenheiten im miozänen Mittelmeerraum und aus ihnen zu folgernden ökologischen Verhältnissen vorliegen werden, kann mit größerer Sicherheit über den tatsächlichen Ablauf der Geschehnisse gesprochen werden.

Wenn der Systematiker das hier Besprochene berücksichtigt, kann er sich ein Bild über die Zusammenhänge machen und ein System von Arten und Unterarten entwerfen, das den gegenwärtigen Zustand in halbwegs befriedigender Weise erklärt.

Versucht man zur Unterstützung dieser Absicht eine Art Bestimmungstabelle zu entwerfen, dann merkt man erst, wieviele Ausnahmen in eine solche eingebaut werden müssen, wodurch sie naturgemäß stark entwertet wird. Das läßt sich zum Teil noch verhindern, indem zusätzlich Angaben über die Verbreitung der jeweiligen Form mit einbaut. Eine solche Vorgangsweise wird mit Recht ganz allgemein als bedenklich angesehen, da die Fundortsangaben, besonders bei altem Material, sehr häufig nicht verläßlich sind. Dennoch soll nachstehend ein solcher Versuch gewagt werden.

Versuch einer Bestimmungstabelle der Arten der *L. lunulata* F.-Gruppe

1 Kleiner, zierlicher, Hintertarsen etwas länger als die Hinterschienen. Chitinzahn im Penisinnensack breit abgerundet. . . . . *aulicoides* Sahlb.

– Größer, derber. Hintertarsen gleich lang wie die Hinterschienen oder etwas kürzer. Chitinzahn im Penisinnensack zugespitzt. Bei einigen Rassen auch mit mehreren Spitzen oder Zacken versehen. Niemals breit abgerundet. 2

2 Flügeldeckenoberseite glänzend, Farbe vorwiegend schwarz, die weiße Flügeldeckenzeichnung auffällig, die Medianbinde sehr breit. Ausnahmen: bei ssp. *rolphi* Kraatz ist die Oberseite rotkupfrig bis grün; bei ssp. *reductemaculata* Mandl ist die Zeichnung reduziert, einige Makeln können fehlen. Auf Nord- und Nordwestafrika beschränkt. . . . . *lunulata* F.

– Flügeldeckenoberseite matt. Farbe vorwiegend kupferbraun bis kupfrig-grün. Die Medianbinde ist schmäler bis strichförmig, manchmal in zwei Makeln

aufgelöst. Ausnahmen: Die Oberseite kann smaragdgrün, oder blau, oder schwarz werden, die Auflösung der Zeichnung kann bis zum völligen Verschwinden führen. 3

3 Stirn behaart. Von Algerien an westwärts über die Iberische Halbinsel und die französische Atlantikküste bis zur Normandie. . . . . *littoralis* F.

– Stirn unbehaart oder nur mit wenigen Härchen spärlich besetzt. 4

4 Seitenrandmakeln nicht miteinander verbunden. 5

– Seitenrandmakeln miteinander verbunden. 6

5 Vordere Makeln auf der Flügeldeckenscheibe nur schmal miteinander verbunden oder häufig in zwei getrennte Makeln aufgelöst. Einzelne Makeln oder auch alle können völlig verschwinden. Farbe der Oberseite sehr variabel: Zumeist kupferbraun, seltener kupfrig-grün oder schwarz oder smaragdgrün oder, sehr selten, blau. Von Nord-Iran über das Kaspimeergebiet, Süd-Rußland, Anatolien, die Mittelmeerküste samt küstennahen und küstenfernen Inseln bis zur französischen Mediterranküste, ostwärts bis SW-Kasachstan. . . . . *nemoralis* Oliv.

– Vordere Makeln der Flügeldeckenscheibe normal ziemlich breit miteinander verbunden. Ausnahmen: Selten schmalverbunden oder in zwei Makeln aufgelöst. Oberseite kupferbraun, Stirn unbehaart. Von Libyen bis Algerien . . . . *littoralis* F.

6 Mittelbinde zumeist breit; Farbe der Oberseite schwarz. Südöstliches Sibirien, zentrale Mongolische Volksrepublik bis zur chinesischen Pazifikküste . . . . *peipingensis* Mandl

– Dasselbe aber Farbe der Oberseite kupferbraun bis grün. . . *mongolensis* nov.

– Dasselbe aber kleiner; Farbe der Oberseite schwarzblau, violett oder schwarz zumeist mit bläulichem Schimmer. Auf das Hochplateau Afghanistans beschränkt. . . . . *afghana* Mandl

– Dasselbe (auch kleiner) aber Oberseite kupferbraun bis grün. Von West-Iran bis West-China (Tibet). . . . . *conjunctepustulata* Dokhtouroff

Die Art *littoralis* F. scheint in der Tabelle zweimal auf, einmal mit unbehaarter und einmal mit behaarter Stirn. Die Populationen der ersteren leben von Libyen bis Algerien, die der letzteren von Algerien bis zur Normandie. Diese beiden Formen können aber nicht getrennt werden, da die Verbreitungsareale ineinander übergehen, ein nicht unterbrochener Genfluß daher angenommen werden muß. Die Behaarung der Stirn ist eine zusätzlich erworbene Eigenschaft, die mit nur wenig Haaren bei Populationen in Algerien beginnt, in Marokko aber weit deutlicher wird und von dort an bis in die Normandie stetig wieder abnimmt.

An der Nahtstelle der Lebensräume der *littoralis* und der *nemoralis*, das ist im Grenzbereich zwischen Spanien und Frankreich, an der Mediterranküste der beiden Staa-

ten, scheint es zur Bildung einer Mischform gekommen zu sein, vielleicht im ausgehenden Miozän oder im Pliozän oder noch später. Daß aber eine Vermischung heute noch stattfinden kann, bezweifle ich. Die dortigen Populationen zeigen Eigenschaften intermediären Charakters zwischen den beiden Arten, weshalb diese Vermischungshypothese glaubhaft erscheint.

In den letzten Absätzen wurde des öfteren von der Form des Chitinzahns im Penisinnensack gesprochen und im Folgenden wird weiterhin von der Form der Penisröhre und ihrer Spitze, von Hautlappen oder Säcken und ihrer Bewehrung gesprochen werden. Um sich ein Bild von dem Aussehen dieser Organe machen zu können, wird in einigen Figuren die Penisröhre samt ausgestülptem Innensack schematisch wiedergegeben. Man erkennt eine Anzahl von Hautsäcken, die mit kleinen, spitzen Höckerchen dicht besetzt sind. Man könnte sie, um sie treffend zu charakterisieren, als Stachelfelder bezeichnen. Für die Systematik von Wichtigkeit sind vor allem der erste Hautsack und die Art seiner Bewehrung (vom Penisende an gezählt) und der Chitinzahn, dessen Form für einzelne Rassen von entscheidender Bedeutung für deren Zuordnung ist. In den dargestellten Figuren sind zwei Beispiele ausgewählt, um die Unterschiede zwischen einem bewehrten und einem unbewehrten ersten Hautsack zu zeigen. Außerdem noch die beiden Chitinzähne, von denen der der *nemoralis* relativ weniger spitz ist als jener der *littoralis conjunctepustulata.* Derartige subtile Unterschiede fallen allerdings erst auf, wenn Serienuntersuchungen durchgeführt werden. Die Ergebnisse solcher sind dann auf den Figurentafeln der einzelnen Rassen niedergelegt worden.

In einer dritten Figur ist das Penisende mit ausgestülptem Innensack eines Exemplars der *nemoralis quadripunctata* Rossi dargestellt. Kennzeichnend ist der mit einem dichten Stachelfeld bedeckte erste Hautsack.

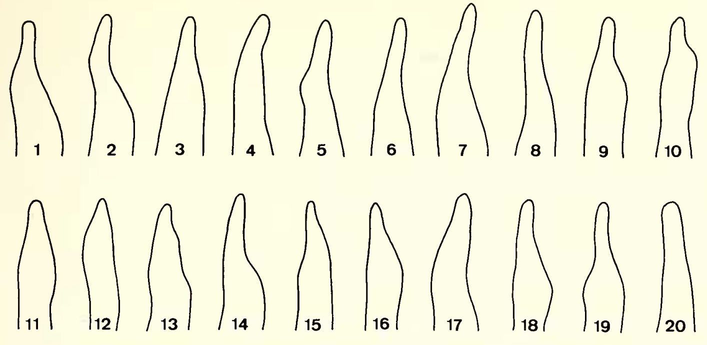
Systematischer Teil

Lophyridia aulicoides Sahlberg

Wie in der Einleitung bereits ausgeführt wurde, zeigt diese Art deutlich eine Verwandtschaft mit der *aulica-aphrodisia*-Gruppe des gleichen Genus *Lophyridia,* gehört aber dennoch in die *lunulata*-Gruppe, da die Form der Penisröhre absolut dafür spricht. Jene der *aulica-aphrodisia*-Gruppe ist am Ende knopfartig verdickt, also ganz anders gestaltet. Die Form des Endes des Chitinzahns im Penisinnensack hingegen ist die gleiche wie etwa bei *aulica.*

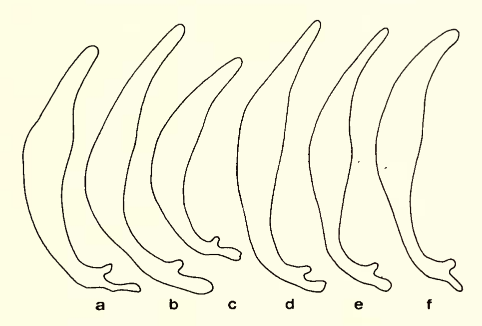
Lophyridia aulicoides lebt heute noch in West-Iran, also im Evolutionszentrum, und hat sich von dort aus über den Norden der Arabischen Halbinsel, das Zwischenstromland (Basrah, Amara), Syrien, das Jordantal, die Sinaihalbinsel und Ägypten bis an die Ufer beiderseits des Roten Meeres ausgebreitet.

Es soll auf die Form der Penisröhre der *aulicoides* hingewiesen werden. Sie ist, der Kleinheit der Art entsprechend, kurz, stark gekrümmt und im Mittelteil bauchig erweitert. Dadurch erinnert sie an die Form der Penisröhre der *littoralis conjunctepustulata.*



Lophyridia aulicoides Sahlberg: Umrisse des Chitinzahnendes im Penisinnensack von 20 Exemplaren aus 1 u. 2 Maharlusee-Ufer, Iran. – 3 Famursee-Ufer bei Kazerun, Iran. – 4 u. 5 Nirissee-Ufer, Iran. – 6 bis 8 Korufer bei Persepolis. – 9 u. 10 Bushire am Persischen Golf. – 11 bis 13 Basrah, Tigris, Irak. – 14 Syrien ohne nähere Angabe. – 15 Jordanfluß-Ufer, Jordanien. – 16 Ufer am Toten Meer, Jordanien. – 17 bis 19 Oberägypten ohne nähere Angabe. – 20 Jarjarm, Khorassan, Iran.

Auch bei anderen *littoralis*-Populationen, z. B. solchen der *littoralis* s. str. in Frankreich, trifft man ab und zu auf einen ausgeprägt bauchigen Bau des Penis. Im allgemeinen aber zeigen die *littoralis*-Populationen keine derartig ausgeprägt bauchige Form.



Penisröhrenumrisse der *aulicoides* s. str.: a Famursee-Ufer bei Kazerun, zwischen Shiraz und Bushire, Iran. – b Bewässerungsfeld westlich des Nargisees, Iran. – c Nirissee- (= Bakhtegansee-) Ufer, Iran. – d Ufer am Toten Meer in Jordanien. – e Ezbet, Ägypten. – f Bushire am Persischen Golf.

aulicoides Sahlberg 1913

Die Beschreibung lautet: ,,Subsp. *aulicoides* minor pedibus tenuioribus, tarsis posticis tibiis perparum longioribus, transitum quasi ad *Cic. aulica* Dej. formans.“

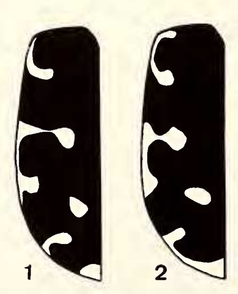
Tatsächlich erinnert die Form, die als Subspecies der *lunulata* beschrieben wurde, durch ihre schmale, gewölbte Gestalt schon sehr an *aulica*. Dazu kommen noch die dünneren und längeren Hintertibien und -tarsen, vor allem aber noch das abgerundete Ende des Chitinzahns im Penisinnensack. Nähere Einzelheiten mögen aus meiner Beschreibung (1934) entnommen werden. Als typischen Fundort nennt Sahlberg die sandigen Ufer des Jordanflusses bei der Einmündung des Baches aus dem ,,Vadi en Nawaime“. Die Länge der Individuen schwankt zwischen 10 und 12 mm.

Die Art ist allerdings wesentlich weiter verbreitet. Von der Nordküste Ägyptens längs des Ufers des Roten Meeres von Suez bis Dschibuti, an der gegenüberliegenden Küste von Jemen, am Nordostufer des Toten Meeres (Jordanien), am Tigris (Amara, Basrah) und am Persischen Golf. In Iran besiedelt sie den Westen des Landes, hauptsächlich die Küstengebiete des Persischen Golfs, landeinwärts bis etwa in den Raum um Shiraz, südlich bis ungefähr zum 28° N (mir liegt ein 1973 in Kormia, Südpersien, erbeutetes Exemplar vor).

Erst nach Abschluß dieses Manuskriptteils erhielt ich Kenntnis von einer neuen Publikation: Faunistic Study of the Cicindelidae of Iraq and Southwest Asia, 1978, von H. A. Ali. In dieser wird eine *Cicindela lunulata khorassanica* beschrieben. Da nur Nord-Khorassan und kein näherer Fundort angegeben war, erbat ich mir vom Britischen Museum, das die Typenserie (vier ♂♂) besitzt, diese zur Ansicht. Ich erhielt sie bereitwilligst, wofür ich auch hier noch einmal danken möchte, und konnte feststellen, daß der Fundort Jarjarm lautet. Außerdem war noch ein von Ali determiniertes Exemplar dieser Subspecies aus Karbala, unweit des rechten Euphratufers, südlich von Bagdad, beigesteckt. Dort kommt nur *aulicoides* vor und als *aulicoides* erwiesen sich auch die vier Exemplare der Typenserie, wie der abgerundete Chitinzahn im Penisinnensack es auch erwarten ließ. Aus Khorassan war noch kein Vertreter einer der Arten der *lunulata*-Gruppe bekannt; das Vorkommen der *aulicoides* in dieser Provinz Persiens ist jedenfalls eine bemerkenswerte Bereicherung unserer Kenntnisse.

Mir bekannt gewordene Fundorte sind: Persien: Ufer des Maharlusees; des Nirissees (= Bakhtegansee); des Nargissees; des Famursees bei Kazerun; Korufer bei Persepolis; Bushire am Persischen Golf; Ahwaz, Khusestan. Irak: Basra; Amara. Syrien ohne nähere Angabe. Jordanien: Jordanflußufer; Ufer des Toten Meeres. Ägypten: Unterägypten, Birket el Kerun; Fayum. Weitere Fundorte aus meiner Publikation 1934: Abessinien (Borallos-See, Bir Hooker lac. natron); Ezbet el Nakr; Suez; Jericho; Palästina, Allenbybridge; Falahiyeh, Tigris. Dazu kommen noch die eben erwähnten Orte: Jarjarm, Nord-Khorssan und Karbala, südlich Bagdad (im Euphratgebiet).

Abänderungen in der Zeichnung sind immer nur ganz unbedeutend. An Farbabänderungen sind mir schwarze Exemplare bekannt. Von all den Populationen von den genannten Orten ist keine bekannt geworden, die allenfalls als Subspecies abgetrennt werden müßte.



Flügeldeckenzeichnung zweier Exemplare der *aulicoides* s. str. aus 1 Ahwas, Khusistan, Iran. – 2 Aus W. Horn 1919 (Ohne Fundortsangabe, vermutlich Jordanufer)

Lophyridia littoralis Fabricius

L. littoralis ist eine Art, an der die Entwicklung innerhalb eines Zeitraumes von etwa fünf Millionen Jahren abgelesen werden kann. Der Herkunftsraum wie auch der Ausbreitungsverlauf bis auf die Gegenwart sind erkennbar. Ersterer kann nur jenes Gebiet gewesen sein, in dem auch die anderen *Lophyridia*-Arten entstanden sind und zum Teil heute noch leben, das ist der turkmenisch-iranische Raum. Er kann sogar mit ziemlicher Sicherheit auf den Mittel- und Süd-Iran eingeschränkt werden, da das Vordringen der Kavirwüste diese Art von der mit ihr aus einer gemeinsamen Ursprungsform hervorgegangenen Art *nemoralis* trennt.

Die in dem Gebiet südlich dieser Wüste heute noch lebende Rasse der Art *littoralis* ist deren Subspecies *conjunctepustulata* Dokhtouroff. Sie wurde zwar zunächst aus dem Zaidam-Sumpfgebiet Westchinas beschrieben, doch der Autor selbst stellt eine Reihe weiterer, westlicher lebende Populationen zu ihr. Es besteht auch nicht der geringste Zweifel, daß die zentral- und südiranischen Populationen ebenfalls zu dieser Subspecies gehören. Damit ist erwiesen, daß ihre Ausbreitung nach Osten mit der Erreichung des Quellgebietes des Jangtsekiang ihre vorläufige Grenze erreicht hat.

An der südlichen Grenze des Verbreitungsgebietes dieser Rasse entstand eine durch ihre blaue bis schwarze Farbe recht auffällige Form. Sie ist nur aus dem Hochland um Kabul bekannt geworden: *afghana* Mandl.

Die Ausbreitung nach Osten erfolgte aber auch noch über einen anderen Weg, diesmal nördlich der Wüste Gobi, wobei die Wüste selbst wegen ihrer lebensfeindlichen Beschaffenheit unbesiedelt blieb. Sicheres Belegmaterial liegt allerdings erst aus dem westlichsten Gebiet der heutigen Mongolischen Volksrepublik vor. Diese Form ist der *conjunctepustulata* noch sehr ähnlich, die Farbe und die Zeichnung sind bei beiden fast identisch, sie ist nur größer und der Penis ist schmäler, gestreckter und an der konkaven Seite nicht gebaucht: *mongolensis* nov. Bei den weiter östlich lebenden Populationen wird die Zeichnung breiter und die Oberseitenfarbe schwarz: *peipingensis* Mandl. Diese Rasse hat einerseits China bis zur Meeresküste erreicht, andererseits besiedelte sie aber auch in bescheidenem Ausmaß Südsibirien, genauer das Gebiet der autonomen Region Tuwa und den Raum westlich von Irkutsk.

Auch nach Westen erfolgte eine Ausweitung ihres Lebensraumes. Der geographisch nächst liegende Fundort dieser Art ist Literaturangaben zufolge Ägypten. Ich bezweifle diese Angabe und glaube, daß es sich um eine Verwechslung mit *aulicoides* gehandelt hat.

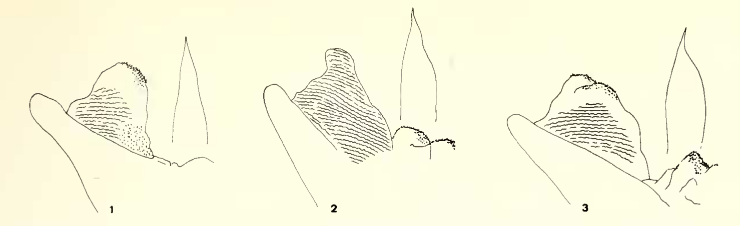
Der anschließend nächste, westlicher gelegene Fundort ist Libyen, genauer die Umgebung der Stadt Benghasi in der Landschaft Cyrenaika. Von dort liegen große Serien in den verschiedensten Sammlungen von mehreren Expeditionen und Einzelreisenden gesammelt, vor. Das gab mir die Möglichkeit, die Individuen dieser Population eingehend zu untersuchen. Das Ergebnis war, daß diese mit den Individuen der iranischen Populationen fast in allen Eigenschaften übereinstimmen. In Größe und Oberseitenfärbung stimmen beide vollkommen überein. Die Flügeldeckenzeichnung ist geringfügig abweichend, indem die beiden Seitenrandmakeln, die bei *conjunctepustulata* fast immer vereinigt sind, bei den Benghasi-Tieren fast immer getrennt erscheinen. Der Penis ist bei dieser

nordafrikanischen Population etwas schmäler, es fehlt die bei *conjunctepustulata* vorhandene Ausbauchung in der Mitte. Der erste Hautsack im Penisinnensack ist bei dieser völlig unbewehrt, bei jener an einer ganz kleinen Zone an der von der Penisspitze entferntesten Stelle mit winzigen Dörnchen besetzt; der Chitinzahn ist bei beiden nadelspitz endigend. Die Stirn ist ebenfalls bei beiden unbehaart.

Die Besiedlung dieses bisher erwähnten Gebietes in Nordafrika dürfte in das Miozän zurückreichen, als das Mittelmeer ausgetrocknet war. Der Raum zwischen Persien und Ägypten beherbergt anscheinend heute keine Populationen dieser Art, wenigstens habe ich in keiner der mir zur Verfügung gestandenen Sammlungen Belegstücke mit verläßlichen Angaben gefunden. Diese vermutlich doch vorhandene Verbreitungslücke kann klimatisch bedingt sein, kann aber vielleicht auch durch die Konkurrenz der dort ansässigen *aulicoides* erklärt werden. Es ist aus diesem Grund gerechtfertigt, die beiden Populationen subspezifisch zu trennen. Die nordafrikanischen Populationen betrachte ich selbstverständlich als zur Rasse *littoralis* s. str., die aus Marokko beschrieben wurde, gehörig, da zwischen den beiden Wohngebieten keine Verbreitungsschranken bestehen, der Genfluß also kontinuierlich war. Von Ägypten, sicher aber von Libyen an scheint der Siedlungsraum der *littoralis* geschlossen zu sein. Er reicht, um es vorwegzunehmen, bis zur Atlantikküste Nordafrikas, umfaßt dann sämtliche Küsten der Iberischen Halbinsel wie auch die Ufer der Binnenseen dieses Landes, die französische Atlantikküste bis zur Normandie und die Balearen.

Die Weiterentwicklung sieht nun folgendermaßen aus: Vorerst wird die Zeichnung breiter. Bei Exemplaren aus Tunesien und Algerien wird die Randverbindung zwischen den beiden Seitenrandmakeln schon sehr häufig. Die Mittelbinde wird jener der *lunulata* sehr ähnlich, sie wird sehr breit und in der Mitte nur sehr wenig eingeschnürt. Die Oberseitenfärbung wechselt in ein dunkleres Kupferbraun. Als neue Eigenschaft kommt ein dichteres Haarkleid hinzu. Das manifestiert sich vor allem in der Behaarung der Stirn, die zuerst nur wenig Härchen aufweist (bei Individuen aus Algerien), später aber dichter wird (Marokko, woher der an der Stirn sehr dicht behaarte Typus stammt). Die Farbe wird noch dunkler, so daß der Prozentsatz der nn-Form, wie W. Horn sie bezeichnete, also die ganz schwarze statt braune Form, immer größer wird. Das ändert sich auch nicht bei Individuen auf europäischem Boden. Ich habe z. B. eine Population aus La Faute sur mer, Gironde, gesehen, deren Individuen eine auffallend breite Mittelbinde zeigen und zusätzlich eine schwarze Oberseite. Sie gleichen, bis auf die behaarte Stirn und die matte Oberseite, *lunulata*-Exemplaren aus Nordafrika (übrigens auch den Exemplaren der ostasiatischen Form *peipingensis*.

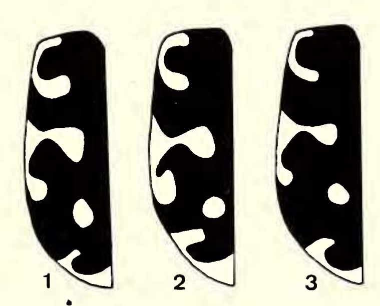
Die drei folgenden Zeichnungen zeigen das Penisendstück von drei *littoralis*-Individuen aus Nordafrika. Charakteristische Einzelheiten: Der nicht oder fast nicht bewehrte erste Hautlappen und das nadelspitze Ende des Chitinzahns. Die Wellenlinien scheinen nichts anderes als Haarrisse oder hauchdünne Hautfalten zu sein, die postmortal entstanden sind. Das linke Bild stammt von einem Exemplar aus Benghasi, das mittlere von einem solchen aus Tunesien und das rechte von einem aus Süd-Frankreich.



Penisendstück und Chitinzahn im Penisinnensack je eines Exemplares der Form *littoralis* s. str. aus 1 Libyen. – 2 Tunesien. – 3 Südfrankreich.

ssp. *conjunctepustulata* Dokhtouroff 1887

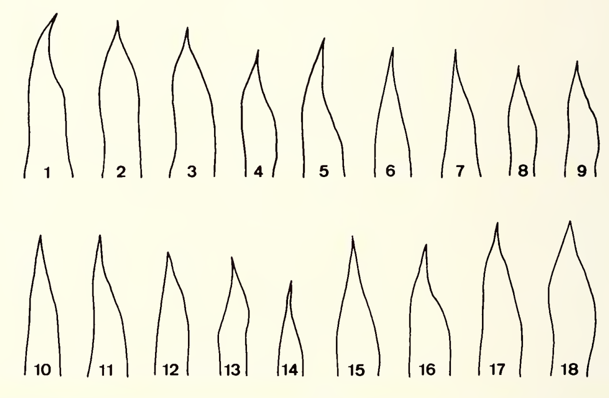
In seiner Zusammenstellung der neuen Insekten, die Przewalsky auf seiner Reise in Zentralasien gesammelt hat, beschreibt Dokhtouroff eine Varietät der *Cicindela littoralis* F., meint aber *nemoralis,* die mit jener damals synonymisiert wurde. Die deutsche Übersetzung lautet: „Die Varietät, die Przewalsky mir übergab, zeigt eine eigenartige Vereinigung von zwei Makeln, die darin besteht, daß die Medianmakel, die für gewöhnlich aus zwei getrennten Punkten besteht, durch eine feine, waagrechte Linie vereinigt erscheint, und gleichzeitig sich auch mit der Randmakel, die sich etwas über der Apikallunula befindet, durch eine feine, lange Linie verbindet. Diese merkwürdige Vereinigung findet sich bei einer großen Zahl der Przwalskyschen Exemplare. Die Färbung der Flügeldecken ist ein schönes Bronzegrün, das zu einem reinen Olivgrün tendiert; die Naht, der Kopf und der Halsschild sind rötlich-bronzefarben. Der Fundort ist der Oberlauf des Blauen Flusses (Yang tse kiang) in einer Meereshöhe von 13 500 bis 14 000 Fuß; in den Burkhan-Budda-Bergen in eine Meereshöhe von 9000 bis 11 000 Fuß; und im östlichen Zaidam-Gebiet. Unter den Exemplaren dieser schönen Varietät befindet sich auch ein Individuum, bei dem alle Makeln rund sind und die Mittelmakel ist in zwei getrennte Makeln zerteilt.



Flügeldeckenzeichnung von 3 Exemplaren *Lophyridia nemoralis* ssp. *conjunctepustulata* Dokhtouroff aus 1 Chan Tengri. – 2 Maralbashi. – 3 Persia mer. (ohne nähere Angabe)

In meiner eigenen Sammlung besitze ich Exemplare aus Turkestan, Pamir und Turkmenien, die ebenso zu dieser Varietät gestellt werden müssen. Sie unterscheiden sich bloß durch eine dunklere Farbe der Flügeldeckenscheibe, die bronzebraun ohne jeglichen grünen Reflex ist.“

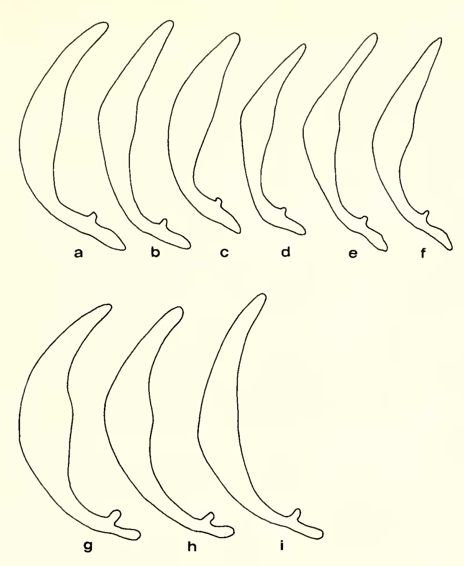
Dokhtouroff beschreibt somit eine Varietät (ssp. im heutigen Sinn), die von normal gezeichneten *nemoralis*-Individuen insofern abweicht, als die Medianmakel, die „... gewöhnlich aus zwei getrennten Punkten besteht, durch eine feine, waagrechte Linie verbunden erscheint; gleichzeitig ist diese auch noch durch eine ebenso feine Linie mit dem unteren Randfleck vereinigt...". Eine Verbindung der oberen Scheibenmakel mit der vorderen Randmakel zeigen vereinzelt aber auch *nemoralis*-Individuen andersortiger Populationen, jedoch nirgends ausschließlich, wie bei den Przewalskyschen Exemplaren. Eine Namensgebung erscheint aber deshalb gerechtfertigt, weil außer dieser eher nebensächlichen Eigenschaft noch weitere Unterschiede vorhanden sind. Die Tiere sind im allgemeinen kleiner als *nemoralis*, hellgrün bis kupferbraun, matt, ihre Länge ist zwischen 10 und 13 mm und der Chitinzahn im Penisinnensack ist zugespitzt und endigt in einer



Umriss des Chitinzahnendes im Penisinnensack von 18 Exemplaren *Lophyridia littoralis* ssp. *conjunctepustulata* Dokhtouroff aus 1 Baharlusee-Ufer. – 2 Hamansee-Ufer. – 3 Karavandarpass. – 4 Grenzgebiet von Persien und Belutschistan. – 5 Kuschka. – 6 Turkestan. – 7 Margelan. – 8 Margelan. – 9 Alaigebirge. – 10 Dsungarei. – 11 Karlyk-dag. – 12 Marabashi. – 13 Issyk-kul. – 14 Gobi. – 15 Lop-nor (Gobi). – 16 Nushki-Distrikt. – 17 Derna, Indien. – 18 Zabol, Ost-Iran.

nadelscharfen Spitze. Es kommen auch schwarze Exemplare vor, die nn-Form W. Horns. Diese Rasse zeigt einen charakteristischen Bau der Penisröhre: Sie ist relativ kürzer als bei allen anderen Formen dieser Gruppe, stärker gekrümmt und in der Mitte bauchig erweitert.

Verbreitung: Dokhtouroffs Typenserie stammt aus einem Gebiet am südlichen Rand der Gobi-Wüste und den Ufern der südlicher gelegenen Quellflüsse des Yang tse kiang. Als weiteres Verbreitungsgebiet nennt er nur große Landstriche ohne genauere Ortsangaben, wie Turkmenien, Turkestan und Pamir. Ich selbst habe Exemplare von folgenden Fundstellen gesehen: Turkestan: Samarkand; Margelan; Aulie ata; Alai-Gebiet; Issyk kul; Chan Tengri; Borochoro-Gebirge. Persisch-afghanisches Grenzgebiet. Ost-(Chinesisch-)Turkestan: Kaschgar; Aksu. Dsungarei: Maralbaschi. Gobi: Lob nor; Kuku nor; Barkul bis Hami. Tibet. Barkul-Hami und die von Dokhtouroff genannte Seen- und Sumpfplatte Tsaidam werden so ziemlich die östliche und nördliche Grenze des Lebensraumes dieser Rasse darstellen, das ist also der 43° N und der 95° E.

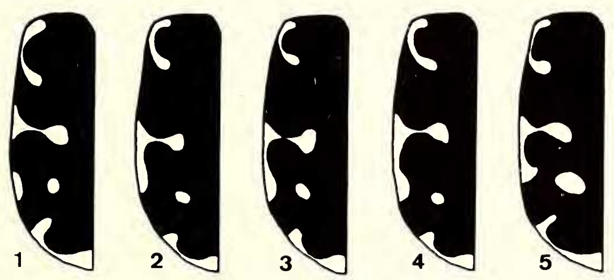


Penisröhrenumriß von 9 Exemplaren *Lophyridia nemoralis* ssp. *conjunctepustulata* Dokhtouroff aus a Hamunseeufer, Seistan. – b Karavandarpass, pers.-belutschistan. Grenzgebiet. – c Kuschka, Afghanistan. – d Karlyk-dag, Dsungarei. – e Lop-nor, Gobi. – f Darna, Indien. – g Chan Tengri. – h Issyk-kul. – i Lop-nor, Gobi.

In einer faunistischen Studie erwähnt Rivalier (1967) eine *lunulata*-Form aus Ost-Iran, von der er glaubte, daß sie noch unbeschrieben sei. Ich habe diese Serie aus Zabol gesehen und festgestellt, daß es mit Sicherheit die Rasse *conjunctepustulata* ist. Dieser Fundort Zabol an der iranisch-afghanistanischen Grenze kommt also noch zu obigen hinzu.

ssp. *afghana* Mandl 1955

Die beiden vorderen Makeln in der Mitte der Flügeldecke sind wie bei *conjunctepustulata* zu einer Querbinde vereinigt, die die Neigung zeigt, sich strichförmig nach unten zu verlängern. Die Farbe der Oberseite ist nicht kupferbraun, sondern schwarz, dunkelblaugrün oder tiefdunkelviolett. Der Penis ist etwas schmäler, der Chitinzahn ist nicht

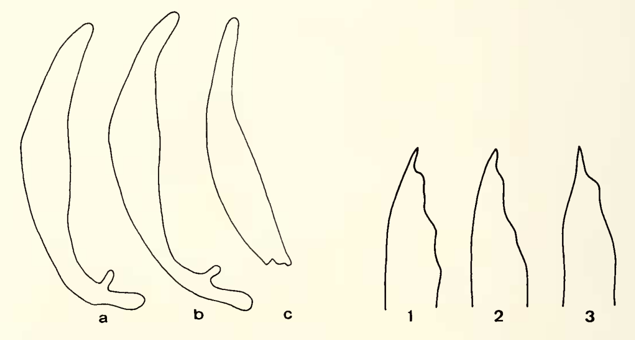


Flügeldeckenzeichnung von *Lophyridia littoralis* ssp. *afghana* Mandl: 1 Exemplar mit blauer Oberseite. – 2, 3 u. 4 drei Exemplare mit schwarzer Oberseite. – 5 Ein Exemplar (schwarz) aus Pul-e-Charkhi, 22 km ENE von Kabul.

nadelförmig zugespitzt, sondern etwas stumpfer und das Ende ist stufenförmig abgesetzt, ähnlich wie es manche *nemoralis*-Exemplare oder solche der Rasse *fiorii* zeigen.

Mir ist sie nur vom typischen Fundort Farakholum nahe dem Helmand, bekannt. Rivalier (1967) erwähnt eine neue Rasse der *nemoralis,* die er aber weder beschreibt noch benennt, von Zabol in Seistan, Ostpersien. Der Ort liegt nahe jenem See, in den der Helmand sich ergießt. Diese Population erwies sich aber als normale *conjunctepustulata,* wie es nach dem Fundort gar nicht anders zu erwarten war. Farakholum hingegen liegt am Oberlauf des Helmand, westlich von Kabul, wenn der Ort Farakhulm, wie er auf der Karte heißt, mit Farakholum identisch ist. Eine Isolierung der Population dieses vom übrigen Verbreitungsgebiet weitab gelegenen Fundortes dürfte die Ursache der eigenständigen Entwicklung gewesen sein. Ich betrachte sie als eine mikrogeographische Rasse und daher als benennungswürdig.

Nachdem ich diesen Manuskriptteil fertiggestellt hatte, bekam ich eine Determinationssendung mit Cicindelen aus Afghanistan, in der sieben Exemplare der *afghana* enthalten waren. Vier dieser Exemplare waren rein schwarz, drei waren auch schwarz, hatten aber einen blauen Schimmer. Ich fertigte eine Skizze der Flügeldeckenzeichnung an (Fig. 5) und auch ein Penispräparat. Alles erwies sich gleich mit analogen Eigenschaften der *afghana.*



Lophyridia littoralis ssp. *afghana* Mandl: Umriß der Penisröhre a und b von 2 Exemplaren aus Farakholum, Afghanistan, c aus Pul-e-Charkhi, 22 km ENE von Kabul, 1–3 Chitinzahnende im Penisinnensack dieser 3 Tiere.

Der Fundort lautet: Afghanistan, Pul-e-Charkhi, 22 km ENE von Kabul. 1780 m. 26.6.1974, leg. Dr. L. Papp. Der Fundort liegt also östlich von Kabul in etwa gleicher Meereshöhe wie der von Farakholum. Das Fundgebiet wird allerdings bereits zum Indus entwässert.

Das Material befindet sich zum Teil in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Budapest, zum Teil in meiner.

ssp. *peipingensis* Mandl 1934

Sie besitzt die Größe und Gestalt der *nemoralis* oder auch der *littoralis* und sieht der schwarz gefärbten Aberration der letzteren zum Verwechseln ähnlich. Von dieser ist sie

praktisch nur durch die unbehaarte Stirn zu unterscheiden. Humeral- und Apikalmakeln sind wie bei dieser zu Monden vereinigt, die beiden vorderen Flügeldeckenscheibenmakeln sind zu einer Binde mit zumeist nur schmalem Verbindungsstrich verbunden. Die beiden Seitenrandmakeln sind ebenfalls fast immer durch eine schmale Linie vereinigt. Die Farbe der Oberseite ist bei allen ca. drei Dutzend Individuen, die ich gesehen habe, schwarz. Die Unterseite ist schwarzviolett bis fast schwarz, seltener blauviolett bis blaugrün. Auch die Beine haben die gleiche Farbe.

Der Penis ist wie bei *nemoralis* gekrümmt, also viel weniger als bei *conjunctepustulata,* und auch nicht bauchig in der Mitte wie bei dieser. Der Chitinzahn ist zugespitzt wie jener der *nemoralis,* das heißt nicht so nadelspitz wie bei *conjunctepustulata.* Die Körperlänge beträgt 13 bis 15 mm.

Ich habe Individuen von folgenden Fundorten gesehen: Umgebung von Peking; Talien (Dairen); Lü-ta; Tientsin; (alle Fundorte im östlichen China gelegen). Fundorte aus der Mongolischen Volksrepublik: Mittelgobi Aimak, Mandalovoo; Mittelgobi Aimak, 8 km nordwestlich von den Ruinen des Klosters Oldoon Chijd und 54 km WNW von Somon Zogt-Ovoo (die beiden mongolischen Fundorte liegen ungefähr 44° N und 104° E); Bajan Chongor Aimak, Ecke des Sees Orog nuur; Ostgobi Aimak, Zuun-Bajan. (Alle Fundorte liegen in der Zentral-Mongolei beziehungsweise in deren östlichen Gebieten.)

In das für diese Art gewonnene Verbreitungsbild passen die Jacobsonschen Fundortsangaben für Zentralsien nicht hinein. Jacobson kennt nur *lunulata* F. als Art, alle anderen benannten Formen sind für ihn nur Varietäten oder Synonyme. Das erschwert natürlich die Zuteilung der einzelnen Fundorte zu den jeweils gemeinten Formen beträchtlich. *Lunulata* kommt als nordwestafrikanische Form überhaupt nicht in Frage, gemeint sein können nur *littoralis* F. und *nemoralis* Oliv. Die östlichsten, mir bekannten Fundorte für *nemoralis* sind Zentralkasachstan, Usbekistan und Tadschikistan. Sie liegen aber von den von Jacobson genannten sibirischen Fundorten zum Beispiel so weit entfernt und sind außerdem von ihnen durch eine beträchtliche Verbreitungslücke getrennt, daß ich die Zugehörigkeit der Jacobsonschen Populationen zu *nemoralis* nicht annehmen konnte. Ich habe daher den Leiter der Entomologischen Abteilung am Museum der Akademie der Wissenschaften in Leningrad, Herrn Kryshanowskyj, gebeten, mir die Belegstücke für diese Fundorte leihweise zu überlassen. Ich erhielt sie auch in dankenswerter Weise und sah meine Annahme bestätigt. Alle Individuen aus diesem Raum gehören nicht zur Art *nemoralis,* sondern zur Art *littoralis,* genauer zu deren Subspecies *peipingensis*, genau wie die Individuen aus der Mongolei. Nachstehend führe ich die Fundorte an:

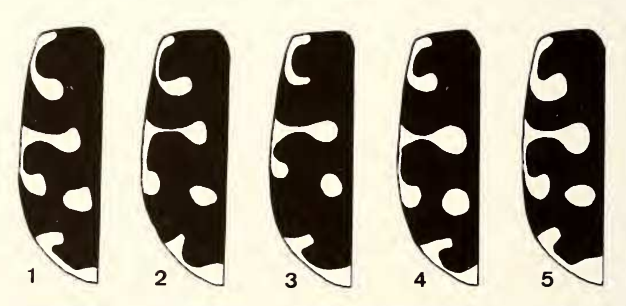
Irkutsker Gouvernement, Mal'ta an der transsibirischen Eisenbahn. Die Bahnstation ist ca. 40 km nordwestlich von Irkutsk gelegen; VI. 08, leg. Semjonoff, 1♀. Bezirk Tuwa, Uriantai-See, Altzugi, 1♂. Zentraler Teil des autonomen Gebietes Tuwa. Minussinsk.

Alle Individuen waren schwarz und zeigten auch die gleiche Zeichnung wie die mongolischen Exemplare der sp. *peipingensis.* Damit ist also die Zugehörigkeit der südostsibirischen Populationen geklärt.

ssp. *mongolensis* nov. ssp.

Außer diesen schwarzen Exemplaren brachten die Expeditionen aber auch kupferbraune bis grüne Individuen mit, die mir deshalb nicht *peipingensis*-Exemplare zu sein schienen. Mit Vorbehalt bezeichnete ich sie als *nemoralis* ssp. *conjunctepustulata* Dokhtouroff. Dagegen sprechen die größere und robustere Gestalt sowie geographische Gegebenheiten. Zwischen dem durch sehr viele Fundorte belegten und gut umgrenzbaren Lebensraum der *conjunctepustulata* und dem westlichen, in der Mongolei gelegenen Lebensraum der *peipingensis* schiebt sich der Mongol-Altai, der unmittelbar in die Wüste Gobi übergeht. Sowohl das Gebirge wie auch die Wüste dürfen als Verbreitungshindernisse angesehen werden, weshalb also die Zuteilung der in der West-Mongolei lebenden Populationen kupferbrauner und grüner Individuen zu *conjunctepustulata* fragwürdig erscheint. Zwischen der Zentral-Mongolei, wo die Form *peipingensis* lebt, und der West-Mongolei hingegen gibt es keine Verbreitungshindernisse, weshalb ich dazu neige, die westmongolischen Populationen zu *peipingensis* zu stellen, allerdings als eigene Subspecies. Nachstehend die Beschreibung:

Von gleicher Größe und Gestalt wie *peipingensis*, nur von anderer Färbung. Die Oberseite von Kopf, Halsschild und Flügeldecken ist ziemlich dunkel kupferbraun bis grün. Wangen, die Unterseite des Thorax und die Brust mit sämtlichen Seitenteilen sind kupfrig mit leichtem grünlichen Schimmer. Das Abdomen ist blau bis violett. Die Stirn ist unbehaart wie bei *peipingensis*. Auch die Zeichnung ist völlig identisch: Ein geschlossener Humeralmond, ein ebensolcher Apikalmond, zwei große Seitenrandflecken, von denen der obere durch einen schmalen und kurzen Steg mit der oberen Scheibenmakel verbunden ist, und ein ziemlich großer, kreisrunder unterer Scheibenfleck.

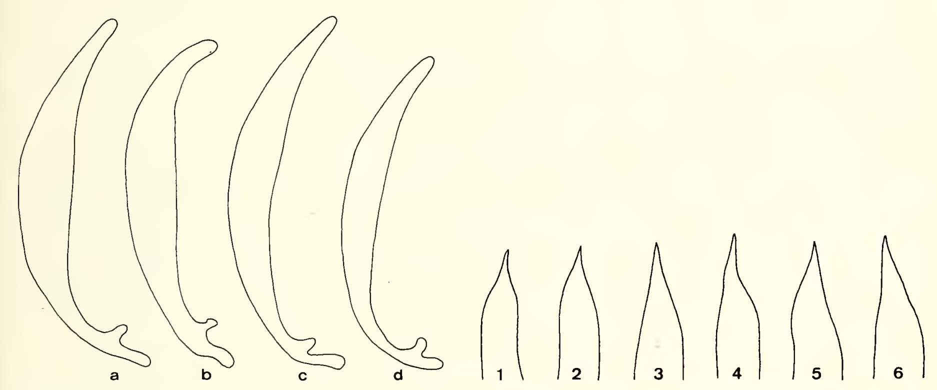


Flügeldeckenzeichnung von drei Exemplaren der ssp. *peipingensis* aus 1 Peking, China. – 2 Tschili, China. – 3 Mandalovo, Mittelgobi aimak, Mongolia (alle Exemplare sind schwarz) und der ssp. *mongolensis* nov. – 4 Jamatin Dolon, Chovd aimak (Südwestecke des Char us nuur) (kupferbraun). – 5 vom gleichen Fundort (grün).

Diese Subspecies ist nur aus der West-Mongolei bekannt. Sie lebt an den Ufern der dort zahlreich vorhandenen Salzseen. Nachstehend einige Fundorte, von denen ich Exemplare gesehen habe:

Jamatin Dolon, ca. 40 km N von Somon Manchan an der SW-Ecke des Char-usnuur; Tugryg-gol (= Cencher-gol), nahe Somon Manchan, Aimak Chovd; Char-usnuur, SW-Ufer, Aimak Chovd; Davst-Somon, Aimak Uvs.

Anmerkung: Bei der Form *mongolensis* ist der Penis genauso geformt, wie bei *peipingensis* und nicht wie bei *conjunctepustulata*. Schon aus diesem Grund ist es, trotz räumlicher Nähe zu letzterer, angezeigt, sie zu *peipingensis* zu stellen. Dazu kommt noch folgende Beobachtung: Bei diesen beiden Formen wiederholt sich der gleiche Entwicklungsvorgang wie bei den *littoralis*-Populationen in Nordafrika. Der Penis wird gestreckter, die Ausbeulung auf der Konkavseite verschwindet und die Farbe der Ober- aber auch der Unterseite wird dunkler, so daß an manchen Fundstellen im westlichen Nordafrika, auf der Iberischen Halbinsel aber ganz besonders in Süd-Frankreich nur mehr Populationen mit rein schwarzen Individuen vorkommen. Diese Entwicklungsrichtung scheint bei der Art *littoralis* vorprogrammiert zu sein.



Subspec. *peipingensis* Mandl und *mongolensis* Mandl: Penisröhrenumriß a–b von *peipingensis* (a Mandalovo, Mittelgobi aimak, Zentralmongolei, b Tschili, China), c–d von *mongolensis* (c–d Jamatin, Chovd aimak, Char us nuur, Westmongolei). – Umriß des Chitinzahnendes im Penisinnensack 1–5 von *peipingensis* (1 China ohne nähere Fundort, 2 Provinz Tschili, 3 Tientsin, China, 4 Peking, China, 5 Mandalovo, Mittelgobi aimak, Zentralmongolei), 6 *mongolensis* (Jamatin dolon, Chovd aimak, Char us nuur, Westmongolei.

littoralis Fabricius 1787 s. str.

„C. obscure aenea, elytris nigricantibus: punctis sex albidis, baseos lunato, medio transverso. Habitat ad barbarias litorea. Dom. Dahl.

Statura praecedentum *(sylvatica)*. Caput obscure aeneum labio albido. Maxillae nigrae, basi albae. Thorax rotundatus, immaculatus. Elytra obscuriora lunula baseos, puncto secundo transverso in media, et quatuor ad apicem. Abdomen aeneum nitidum."

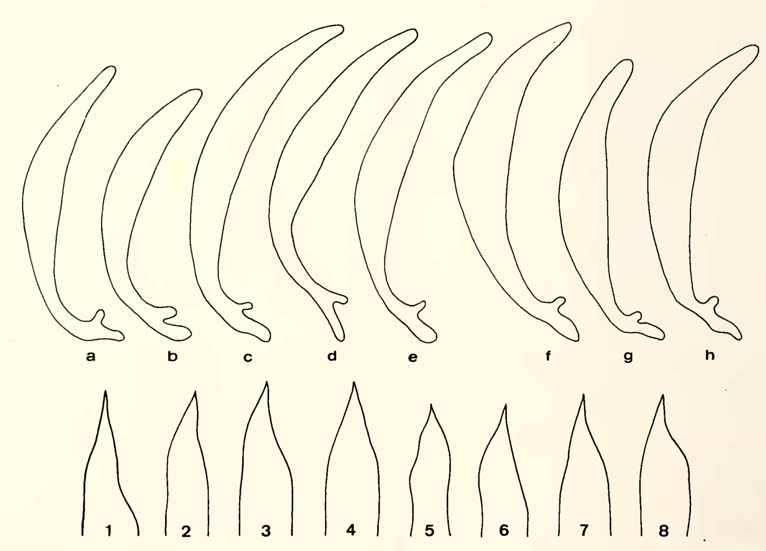
Auf diese Beschreibung paßt noch mindestens eine Form aus dieser Gruppe: *nemoralis* Olivier. Der Fundort hingegen schließt diese Annahme aus, da *nemoralis* in Afrika nicht vorkommt.

Auch *littoralis* ist eine robuste Form mit, und das ist entscheidend, matter Oberseite, hervorgerufen durch eine feinkörnige Skulptur der Flügeldecke. Die Zeichnung ist prinzipiell die gleiche wie die der *lunulata*, nur etwas weniger stark. Alle Makeln sind etwas kleiner und die Transversalbinde neigt zu einer starken Einschnürung in der Mitte.

Die Unterseite ist bei den normal gefärbten, also düster erzfarbenen Exemplaren, heller. Die Wangen und Proepisternen sind kupferrot, die Brust und alle ihre Seitenteile sind gleichfalls kupfrig, das Abdomen ist bläulichgrün, die Schenkel sind kupfrig, die Schienen sind grün und die Tarsen dunkel, fast schwarz. Die Stirn ist ziemlich dicht behaart, auf welche Eigenschaft besonders aufmerksam gemacht wird, ebenso auch das erste Fühlerglied.

Abänderungen in der Zeichnung sind erwähnenswert. Die Makeln können beträchtlich kleiner werden und die Binde kann stärker eingeschnürt sein. Die Farbe, die normalerweise dunkel-erzfarben ist, kann heller braun werden oder auch ganz schwarz. Dann wird aber auch die Unterseite dunkler, die Brust wird dunkelblau, das Abdomen schwarzblau bis violett. Auch die Farbe der Beine wird dunkler bis schwarz. Solche Exemplare, die W. Horn als nn-Form bezeichnet, sind absolut nicht selten und waren die Veranlassung dafür, daß *littoralis* mit *lunulata* zusammengezogen, das heißt als Synonym von dieser betrachtet wurde. Die matte Oberfläche spricht aber gegen eine spezifische Vereinigung mit der glänzenden *lunulata*.

In der Gestalt der Penisröhre ist kein merkbarer Unterschied zur Art *lunulata* festzustellen; im Penisinnensack ist der erste Hautlappen unbewehrt und nur mit wellenartigen Linien versehen. Bei manchen Exemplaren ist an dem der Penisspitze abgewandten Teil dieses Lappens eine kleine Zone mit scharf zugespitzten Zähnchen zu bemerken, doch nur bei sehr starker Vergrößerung. Der Chitinzahn ist bei beiden Arten gleichmäßig lang-dreieckig und scharf zugespitzt.



a–h Umriß der Penisröhre und 1–8 des Chitinzahnendes von *L. littoralis*: 1 und a Bengasi, Cyrenaika, Tunesien. – 2 und b Mündung des Oued Chelif, Algerien. – 3 und c Agadir, Marokko. – 4 und e Albufera, Balearen. – d Mar Menor, Südspanien. – 5 Balearen ohne näheren Fundort. – f Benghasi. – 6 und 7 Lusitanien ohne nähere Fundorte. – 9 Soulac, Gironde, Frankreich. – 8 und h La Faute sur mer, Vendée, Frankreich.

Cassola (1973) berichtet über eine absolut sichere Beobachtung des gemeinsamen Vorkommens der *littoralis* mit *lunulata* im Raum von „Melilla, Marocco, Lengua de Tierra durch Pardo Alcaide." Es besteht keine Notwendigkeit diese Angabe zu bezweifeln. Damit ist aber ein weiteres Indiz dafür gegeben, daß beide Formen tatsächlich verschiedene Arten darstellen. Andererseits aber bezweifle ich sehr wohl die in der gleichen Literaturstelle behauptete Möglichkeit des Vorkommens der *L. nemoralis* Ol. an Spaniens Ostküste, wo es deshalb auch zu einer Vermischung dieser mit *littoralis* kommen soll. Es dürfte sich bei diesen Exemplaren eher um eine Mischform aus einer früheren erdgeschichtlichen Periode (Tertiär) handeln.

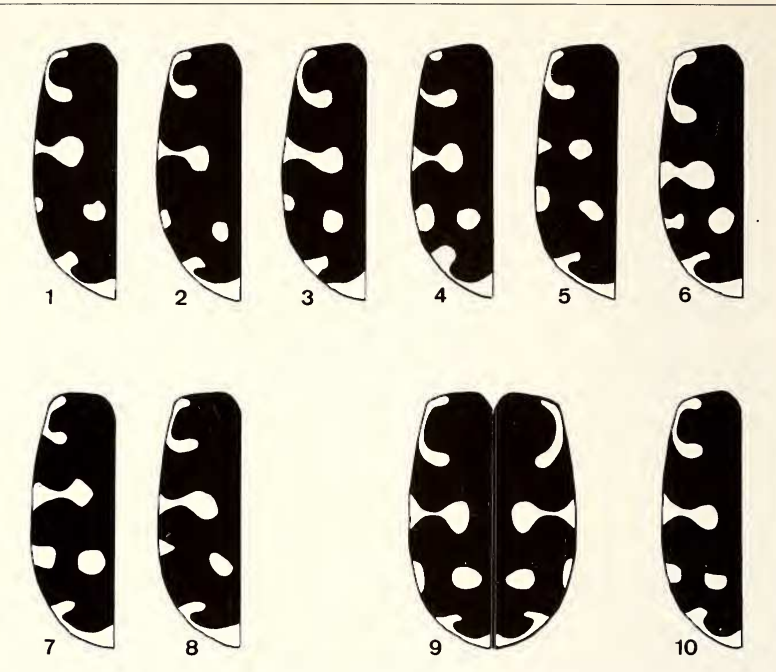
Die Art *littoralis* Fabricius ist von Libyen bis Marokko, also über die größere Hälfte der Nordküste Afrikas und den nördlichen Teil der Westküste dieses Kontinents, dann aber auch an sämtlichen Küsten der Iberischen Halbinsel und der Westküste Frankreichs bis zur Normandie, außerdem auch noch auf den Balearen, verbreitet.

Aus einer mir erst nachträglich zugekommenen Publikation (I. Vives ı Duran und E. Vives ı Voguera, 1978) entnehme ich eine Reihe von Fundorten an Salzseeufern im Landesinnern von Spanien: Bujaraloz, Zaragoza; Sástago, Zaragoza; Laguna de Sariñena, Huesca. Die erstgenannten liegen in Solontschakgebiet von Los Monegros. Dieses wie auch die obengenannte Lagune liegen in der Ebro-Depression. Es wird sich um Restgebiete einer ehemals überfluteten Zone handeln, die ihres salzhaltigen Bodens wegen einen Biotop für diese Cicindelide bietet.

Zu *littoralis* gehört zweifellos auch ein mir vorliegendes Individuum aus Tarragona, während mehrere Exemplare aus Prat-Llobregat und Hospitalet (beide in der unmittelbaren Umgebung von Barcelona) zu der von mir als Mischform aus der Tertiärperiode bezeichneten Form gehören, die also von Barcelona bis Narbonne an der französischen Mittelmeerküste reicht.

Das verschiedenartige Aussehen der *littoralis*-Populationen von Benghasi bis Nordfrankreich bedarf einer Erklärung. Die Ursachen liegen vermutlich in der Art und Weise, wie die Ausbreitung von Osten nach Westen vor sich gegangen ist. Im Miozän waren die beiden Formen *littoralis* und *nemoralis* beziehungsweise deren Ursprungsformen im ausgetrockneten Mittelmeerbecken räumlich benachbart und eine Vermischung war sicher möglich, da ein weitestgehender Genfluß nicht unterbunden war. Besonders innig dürfte der Vermischungsvorgang im westlichen Teil des Beckens vor sich gegangen sein. Darauf deuten die heute an der Ostküste Spaniens und an der an Spanien unmittelbar angrenzenden Mittelmeerküste Frankreichs lebenden Populationen hin. Die meisten dort lebenden Populationen zeigen intermediäre Eigenschaften: Eine schwach behaarte Stirn, eine dichtere Behaarung des ersten Fühlergliedes, eine Verbindung der vorderen Scheibenmakeln der Flügeldecke, eine Penisröhrenform, die zwischen der langgestreckten der *nemoralis* und der bauchigen der *littoralis* liegt, einen weniger zugespitzten Chitinzahn als bei *littoralis* und einen etwas stärker bewehrten ersten Hautlappen des Penisinnensacks.

Heute ist aus topographischen Gründen eine Vermischung wohl nicht mehr möglich, wäre aber sicher in den Kältezeiten (Riß- und Würmglazial), als der Meeresspiegel



Flügeldeckenzeichnung von 6 Exemplaren der *littoralis* aus 1 Guercif, Marokko. – 2 Kuneitra, Marokko. – 3 Barraneda, Südspanien. – 4 Barcelona, Nordspanien. – 5 Cartagena, Südspanien. – 6 Calahorra, Nordspanien. – 7 Benghasi, Cyrenaika, ♂. – 8 Benghasi, Cyrenaika, ♀. – 9 Typus der „*Cicindela littoralis* Fabricius", Marokko. – 10 Cyrenaika: Benghazi. 4.–10. IV. 1958. K. M. Guichard. B. M. 1958–544 (1 Ex.) und Cyrenaika: Bersin. 4.–10. IV. 1958. K. M. Guichard. B. M. 1958–544 (10 Ex.). In Bengasi wurde auch die Art *lunulata* F. festgestellt und zwar in ihrer ssp. *reductemaculata* Mandl..

um etwa 100 m tiefer lag, möglich gewesen, doch glaube ich, daß die Auseinanderentwicklung damals schon so weit fortgeschritten war, daß genetische Schranken eine fruchtbare Fortpflanzung allfälliger Bastarde verhinderten. Wir haben heute sicher zwei Arten vor uns, wenngleich morphologisch praktisch nicht unterscheidbar. Es handelt sich um sogenannte Zwillingsarten.

Im Gegensatz zu den beiden anderen sicheren Mischformen, *mandli* und *quadripunctata,* ist diese nicht benannt worden und soll nicht benannt werden, auch wenn eine genetische Abgrenzung gegenüber den beiden Elternformen wahrscheinlich ist. Morphologische Unterscheidungsmerkmale sind bestenfalls im männlichen Genitalorgan festzustellen, doch nicht mit einem derartigen Grad an Sicherheit, daß eine Namensgebung berechtigt wäre. Überdies wäre mit größter Wahrscheinlichkeit auch bei dieser Mischform mit Rückschlägen zu den Elternformen zu rechnen.

Rückschauend erscheint die Frage berechtigt, ob alle diese immerhin in einzelnen Merkmalen beträchtlich von einander aberrierenden Formen zu einer Art und unbedingt zur Art *littoralis* gestellt werden müssen. Der Typus selbst sieht, oberflächlich betrachtet, einem *nemoralis*-Individuum sehr ähnlich, ähnlicher jedenfalls als einem Individuum der ssp. *conjunctepustulata,* die ich zu *littoralis* gestellt habe.

Bevor ich auf diese Frage näher eingehe, möchte ich den Typus neuerlich beschreiben, da die Fabriciussche Beschreibung in einigen Punkten nicht mit ihm übereinstimmt. Den Typus habe ich dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. S. L. Tuxen von der Universität Kopenhagen zu studieren Gelegenheit gehabt.

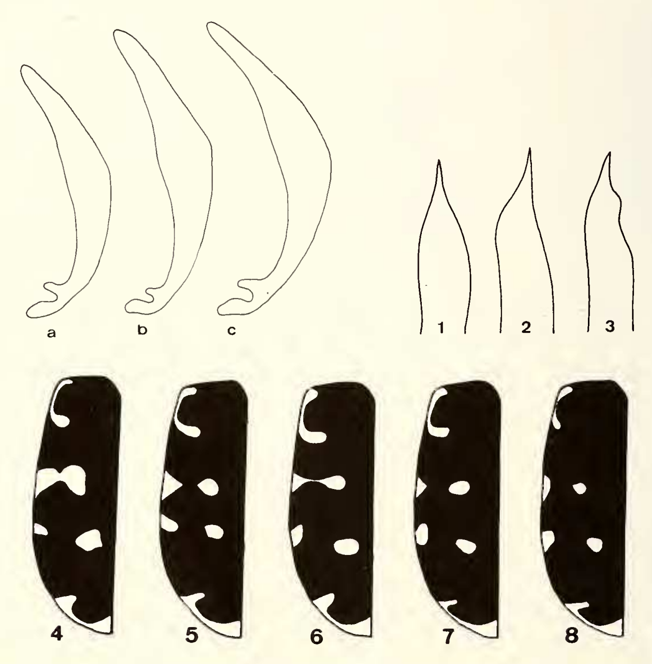
Das Typusexemplar macht den Eindruck, als wäre es erst gestern erbeutet worden. Bis auf das Fehlen der letzten drei Glieder der rechten Vordertarse ist es völlig unversehrt. Nachstehend einige Einzelheiten, über die in der Urbeschreibung nichts zu lesen ist. Das Tier ist ein Weibchen von 14 mm Länge. Die Farbe von Kopf und Halsschild ist ein dunkles Kupferbraun mit nur geringem Glanz. Die Flügeldeckenoberseite ist dunkelgrün ohne jeglichen kupfrigen Schimmer. Die Skulptur ist feinkörnig. Die Zeichnung besteht aus einem geschlossenen Humeralmond, einem ebenfalls geschlossenen Apikalmond, was nicht eindeutig aus der Beschreibung zu entnehmen ist. Einer Medianbinde, die aus zwei Makeln besteht: Einer dreieckigen Randmakel und einer rundlichen Scheibenmakel, die durch einen sehr schmalen Steg miteinander verbunden sind. Einer halbrunden unteren Randmakel, die mit der oberen nicht verbunden ist, und einer fast kreisrunden unteren Scheibenmakel. Auch hier ist die Beschreibung mit der am Typus feststellbaren Zeichnung nicht völlig übereinstimmend. Fabricius spricht von ,,... punctis sex..." und von ,,... puncto secundo in medio, et quatuor ad apicem...". Für alle Fälle habe ich die Zeichnung des Typus auf der Tafel wiedergegeben.

Zusätzlich möchte ich noch auf zwei weitere Eigenschaften, die nirgends ausdrücklich erwähnt werden, hinweisen. Die Stirn ist dicht behaart und auch das erste Fühlerglied ist mit einer Vielzahl von Borsten besetzt. Auch auf das matte Aussehen der Flügeldecken soll hier hingewiesen werden.

Dieser extrem dünne Verbindungsstrich zwischen den beiden Makeln der Medianbinde ist eine phylogenetisch junge Bildung, denn die im Evolutionsraum heute noch lebende Form *conjunctepustulata* hat eine bedeutend breitere Zeichnung. Bei dieser sind zusätzlich noch die beiden Randmakeln durch einen gar nicht so dünnen Strich miteinander verbunden und in Ausnahmsfällen sind auch die beiden Scheibenmakeln wenigstens andeutungsweise verbunden. Genau diese Zeichnung ist übrigens die Normalzeichnung der meisten anderen *Lophyridia*-Arten. *Conjunctepustulata* stellte ich aber zu *littoralis;* sie wurde bisher als unbedeutende Aberration der *nemoralis* angesehen. Die Begründung folgt nachstehend.

Genfluß zwischen den beiden Ausbreitungsströmen *(littoralis* und *nemoralis)* im ausgetrockneten Mittelmeerbecken war nicht nur im Nordwesten, wo es zur Bildung einer Bastardform gekommen ist, sondern auch im Südwesten vorhanden, so daß sich der Einfluß der *nemoralis* in der Zeichnung manifestierte. Sie ist bei Individuen aus Populationen in Marokko zum Beispiel wesentlich schwächer ausgebildet. Besonders zeigt sich das in der Breite des Verbindungsstriches zwischen der vorderen Randmakel und der vorderen Scheibenmakel. Beim Typus ist dieser Strich sogar auffallend schmal. Nichtsdestoweniger ist eine Vereinigung der *nemoralis* mit der *littoralis* zu einer Art nicht zu befürworten, da andere Eigenschaften sie sicher trennen lassen: Die starke Behaarung der Stirn, der unbewehrte erste Hautsack im Penisinnensack und die zumeist bauchig gestaltete Penisröhre, ein Hauptmerkmal der *conjunctepustulata*.

Auf nebenstehender Tafel sind fünf Exemplare abgebildet, von denen eines aus Toledo eindeutig ein *littoralis*-Individuum ist. Ein weiteres Exemplar, gleichfalls aus Spanien, ist ein aberrantes *littoralis*-Individuum (*nemoralis*-Zeichnung, aber behaarte Stirn). Zwei weitere Exemplare mit *nemoralis*-Zeichnung sind wahrscheinlich diese vorhin besprochene Mischform; sie stammen von Etang de Leucate, also von dem großen Salzteich an der Südostküste Frankreichs. Genau so aussehende Individuen habe ich in Anzahl aus Catalonien bekommen. Das letzte Exemplar aus Licata an der Südküste Siziliens hat die normale *nemoralis*-Zeichnung, zeigt aber in einer Eigenschaft *littoralis*-Charakter: Die Penisröhre ist kurz, stark gekrümmt und in der Mitte bauchig. Möglicherweise handelt es sich bei diesem Individuum um einen Rückschlag zu einer in diesem Raum einmal vorhanden gewesenen Mischform zwischen *nemoralis* und *littoralis*.

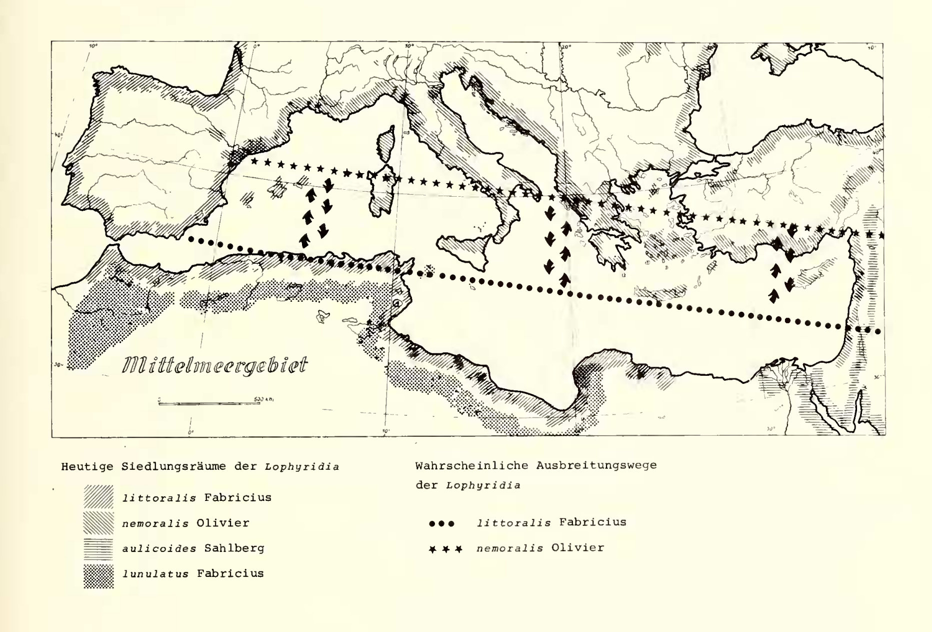


a–c Umriß der Penisröhre je eines Exemplares der a *Lophyridia littoralis* F. aus Spanien: Toledo, Lag. Taray (Val de cañas). – b wahrscheinlich Mischform zwischen den Arten *littoralis* F. und *nemoralis* Oliv. aus Frankreich: Etang de Leucate. – c *nemoralis* F. aus Sizilien: Likata, Südküste. – 1–3 Umriß des Chitinzahns im Penisinnensack wie oben a–c. – 4–8 Flügeldeckenzeichnung je eines Exemplares der 4 *littoralis* F. aus Spanien (wie oben) mit extrem breiter Mittelbinde. – 5 *L. littoralis* aus Spanien: Cubellas (Tarragona), ein aberrantes Exemplar mit getrennter Mittelbinde. – 6 Wahrscheinlich Mischform aus Frankreich: Etang de Leucate. Ein aberrantes Exemplar mit verbundenen vorderen Scheibenmakeln. – 7 *L. nemoralis* aus Sizilien, Likata. – 8 Wahrscheinlich Mischform aus Frankreich: Etang de Leucate, ein normal gezeichnetes Exemplar.

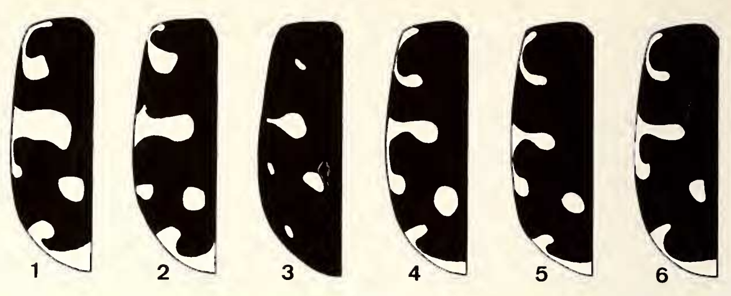
Lophyridia lunulata Fabricius

Aus der Masse der Ursprungsform der *littoralis*, die im Miozän das ausgetrocknete Mittelmeerbecken besiedelte, mag sich eine weitere Art abgespaltet haben: *lunulata* F. In den Senken dieses Beckens waren Seen in großer Menge zurückgeblieben, deren Salzge-

halt nach Art und Konzentration recht unterschiedlich gewesen sein mußte. Dementsprechend war wohl auch die Uferflora und Uferfauna (die Nahrung der Cicindelen) verschieden. Darin kann die Ursache einer Weiterentwicklung einer Population bis zu einer eigenen Art liegen. Vielleicht ist damit die Tatsache zu erklären, daß im heutigen Nordafrika, wohin die Populationen nach dem Wiedereinströmen des Wassers zurückgewichen waren, zwei verschiedene Arten existieren. Die eine Art, *lunulata* F., lebt nachgewiesenermaßen ausschließlich in den salzreichen und extrem heißen sogenannten Schotts, die zweite, *littoralis* F., hingegen an den salzarmen und viel weniger heißen Küstengebieten. Stellenweise, wo die Randzonen der Lebensbereiche der beiden Formen aneinandergrenzen, soll es zu einem gemeinsamen Auftreten kommen, was für die Auffassung verschiedener Arten sprechen würde.



Lunulata wäre also die dritte Art dieser Gruppe, die sich durch einige Besonderheiten auszeichnet: Die Medianbinde auf der Flügeldecke ist in der Regel auffallend breit und in der Mitte nur sehr wenig eingebuchtet; die Oberseite der Tiere ist schwarz und weist einen deutlichen Glanz auf; die Unterseite ist schwarzblau bis schwarzviolett. Die Stirn ist unbehaart. Damit sind genug Unterschiede gegeben, um ein *lunulata*-Individuum von einem normal gezeichneten und normal gefärbten *littoralis*-Individuum trennen zu können, nicht aber von einem schwarz gefärbten Exemplar, wie sie bei *littoralis* gerade in den nordafrikanischen Landstrichen ganz und gar nicht selten auftreten. Als wirklich einziger Unterschied bleibt der Glanz der Oberfläche der Flügeldecken und allenfalls die behaarte Stirn, wenn es sich um ein frisches *littoralis*-Individuum handelt. Bei alten Tieren können diese Haare mehr oder weniger abgerieben sein. Das war der Grund, warum diese beiden Formen zu einer Art zusammengezogen wurden.



Flügeldeckenzeichnung der *lunulata* Fabricius s. str.: 1 Tunesien zwischen Kairouan und Sfax. – 2 Algerien, Djamâa; der ssp. *reductemaculata* Mandl: 3 Cyrenaika, Bengasi; der ssp. *rolphi* Kraatz bzw. einer ihr nahestehenden Form 4 bis 6 Tunesien, Touzeur.

L. lunulata bildet zwei weitere Rassen: *rolphi* Kraatz und *reductemaculata* Mandl. Erstere ist von hellerer Farbe, rotgolden, kupfrigrot oder grün, immer aber glänzend. Die zweite Rasse ist blau oder schwarz, ebenfalls glänzend und hat eine mehr oder weniger, manchmal extrem reduzierte Zeichnung. Aus den Fundortsangaben an den mir zur Verfügung gestandenen Exemplaren entnehme ich, daß beide Rassen vermutlich an der Küste leben: *rolphi* in Marokko (Tanger und Mogadir), *reductemaculata* in Libyen (Cyrenaika, Benghasi). Mir macht erstere den Eindruck einer Zwischenform zur *littoralis.* Die Gesamtart lebt von Libyen bis Marokko.

lunulata Fabricius 1781 s. str.

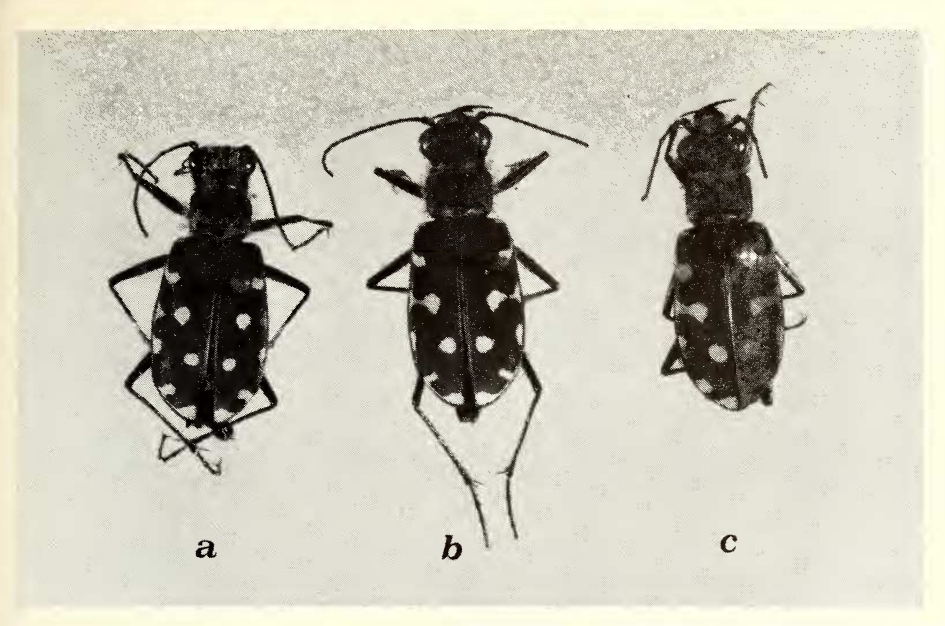
Die Beschreibung lautet: ,,C. nigra, elytris lunula duabis maculisque duabis albis, anteriore transversa. Hab. Cap. bon. sp. Dr. Forster[1])

Magnitudine et statiore *C. hybridae.* Caput nigrum labro flavo. Mandibulae valde exsertae, dentatae, nigrae basi flaviscentes. Thorax rotundatus, niger, immaculatus. Elytra nigra lineola baseos ad marginem exteriorem, macula transversa in medio, tunc puncta duo parva et tandem lunula apicis albis. Subtus cyaneo nitida.“

Diese Beschreibung paßt auf zwei verschiedene Formen, Arten, wie es heute feststeht: *lunulata* F. und auf die schwarz gefärbte Aberration der *littoralis* F., also die ziemlich häufige nn-Form im Sinne W. Horns. Dementsprechend hat auch W. Horn beide Arten, in seinem Weltkatalog (1926) zum Beispiel, zusammengeworfen, ebenso auch ich in meiner Erstlingsarbeit (1934).

Cassola (1973) berichtet, daß Antoine (1955) an die Feststellung Bedels erinnert, wonach sich der Fabriciussche Typus der *Cicindela lunulata* in der Sammlung Banks im Britischen Museum befindet und daß Britton auf sein Ersuchen die Identität dieses Typus' mit Exemplaren von Douyet bei Fès mit absoluter Sicherheit bestätigte. Das sind nun jene Individuen aus den sogenannten ,,Schotts“, die ausnahmslos von breiter und robuster Gestalt und von schwarzer Farbe sind. Sie besitzen auch jene breite, in der Mitte

[1]) Der Fundort ,,Kap der Guten Hoffnung“ ist natürlich unrichtig. Fabricius hat ihn in einer weiteren Beschreibung zwanzig Jahre später (Systema Eleutheratorum) unterdrückt.



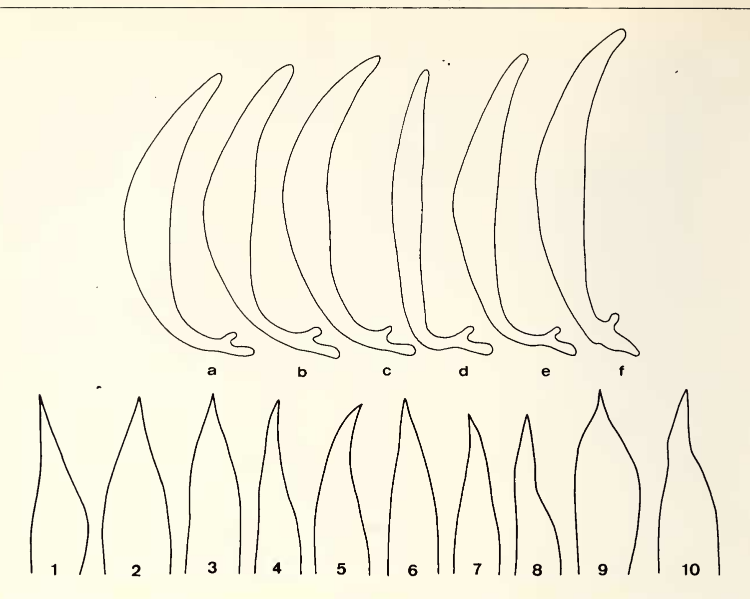
a wahrscheinlich eine Mischform aus *littoralis* und *nemoralis* aus Barcelona. – b Typus der *littoralis* F. aus Marokko. – c *littoralis* aus Tunesien.

kaum verengte Transversalbinde und eine grobkörnige Flügeldeckenskulptur, die ihrer Oberfläche einen geringen, aber deutlich wahrnehmbaren Glanz verleiht. Durch diese letztere Eigenschaft unterscheiden sich diese Individuen tatsächlich auffallend von den mattschwarzen Exemplaren der zweiten im selben Großraum lebenden Art *littoralis*. Erwähnenswert wäre noch, daß die Individuen dieser in der Küstenregion vorkommen und die Schotts im allgemeinen meiden. Castelnau hat die glänzende Form, also *lunulata* F., noch einmal als *barbara* 1840 beschrieben.

Die Farbe der Beine ist schwarzblau bis schwarz, die der Fühler schwarz. Die Unterseite ist blau bis blauviolett, bei Individuen mit schwarzen Beinen aber auch schwarz. Die Länge der Tiere schwankt zwischen 13 und 15 mm.

In ihrer typischen Ausbildung ist diese Art mit Sicherheit identifizierbar. Nun können aber auch bei ihr, wie bei den meisten Arten dieser Großgattung auch, Abänderungen sowohl in der Zeichnung wie auch in der Farbe auftreten, die überdies anscheinend in einem anderen Biotop leben, die die scheinbar so leichte Abgrenzung von anderen Arten erschweren.

Der Penis ist lang-kommaförmig, das Ende ziemlich breit abgerundet. Im Penisinnensack ist die vordere Hälfte des ersten Hautsacks unbewehrt, nur mit wellig begrenzten Feldern bedeckt oder nur an der hintersten Stelle mit kleinen, kurz zugespitzten Schuppen versehen. Der Chitinzahn ist sehr schmal und scharf zugespitzt.



a–f Penisröhrenumriß von *Lophyridia lunulata lunulata, L. lunulata reductemaculata* und *L. lunulata rolphi*: a, b und f *lunulata* s. str., a und b Oran, Algerien; f Tripolis. – c ssp. *reductemaculata* aus Bengasi, Cyrenaika, Tunesien. – d und e ssp. *rolphi* aus Tozeur, Tunesien.

1–10 Umriß des Chitinzahnendes im Penisinnensack: 1–5 *lunulata* s. str. aus 1–2 Marokko, 3–4 Algerien, 5–6 Tunesien. – ssp. *reductemaculata* 7–8 Bengasi, Cyrenaika, Tunesien. – ssp. *rolphi* 9–10 Touzeur, Tunesien.

Verbreitung: Von Tunesien bis Marokko. In Europa kommt die Art mit Sicherheit nicht vor. Alle gegenteiligen Angaben beruhen auf einer Verwechslung mit der schwarzen Abberration der *littoralis* F.

Fundorte für *lunulata* s. str.

Tunesien: Zwischen Kairouan bis Sfax; Oase Gafsia

Algerien: Oran; Algir

Marokko: Umgebung von Telouét (im Hohen Atlas, nahe bei Tizi-n-Tichka)

Dank der Liebenswürdigkeit eines befreundeten italienischen Kollegen, Dr. F. Cassola, Siena, war es mir ermöglicht worden, ein Pärchen dieser Art von der Insel Lampedusa zu sehen. Grandi erwähnt zwar das Vorkommen dieser Art auf der Insel, doch konnte mich diese Notiz nicht völlig überzeugen, da eine Verwechslung mit der schwarzen Aberration der *littoralis* nur allzu leicht möglich schien. Auch dürften die von der Art *lunulata* bevorzugten Biotope, die Schotts, auf Lampedusa fehlen.

Die Determination der beiden Exemplare von Cassola war zweifellos richtig. Beide Individuen sind schwarz, die Flügeldeckenoberseite ist schwach glänzend, die Medianbinde ist breit, sogar auffallend breit, alles in allem zeigen beide Tiere die Eigenschaften der *lunulata* und keiner anderen Art. Als minimale Unterschiede wären vielleicht folgende zu erwähnen: Beide Tiere sind etwas schmäler, vielleicht auch etwas kürzer. Sie

haben eine relativ dicht behaarte Stirn, eine Eigenschaft, die *lunulata*-Exemplare normalerweise nicht zeigen.

Im Bereich des gleichen Längengrades leben in Nord-Afrika *littoralis*-Populationen, die gleichfalls eine stark behaarte Stirn aufweisen. Ob da ein Zusammenhang besteht, ist vorderhand noch ungeklärt. Ich betrachte jedenfalls die Lampedusa-Population der *lunulata* als ein Relikt aus dem Miozän, in welcher Periode das dortige Gebiet wahrscheinlich von mehreren Formen dieser Gruppe dicht besiedelt war, und nicht als ein Einwanderungssubjekt aus einer Kältezeit, in der gleichfalls eine Landverbindung zwischen Lampedusa und Nord-Afrika existiert haben mag. In dieser Zeit waren die *lunulata*-Populationen Nord-Afriks sicher schon so sehr an die Lebensverhältnisse in den Schotts angepaßt, daß eine Besiedlung über so weite Strecken nicht biotopgerechten Geländes als ausgeschlossen angesehen werden darf. Ob die Lampedusa-Population auf Grund der angeführten Umstände als Lokalrasse bezeichnet werden darf, muß der Zukunft überlassen bleiben, wenn weiteres Material zur Verfügung stehen sollte.

ssp. *rolphi* Kraatz 1890

Diese Form ist in der Farbe konstant abweichend. Die Kraatzsche Beschreibung lautet: ,,Eine der schwarzen *barbara* Cast. entsprechende schön grüne Form aus Marocco scheint mir noch unbekannt zu sein: ich nenne sie *Rolphi,* weil sie vom Vater des seligen Rolph, H. J. M. Rolph, daselbst gesammelt wurde. Der Käfer macht wegen seiner hellgrünen Färbung einen von allen europäischen *littoralis* sehr verschiedenen Eindruck und hat die breite Binde der *barbara* ...“

Nach dem mir vorliegenden Material kommt diese Rasse aber nicht nur rein grün, sondern auch bräunlichgrün, hellbraun und rotbraun vor. W. Horn bezeichnet sie als mtl-Form, was soviel wie metallisch-glänzend bedeutet, wodurch sie sich ja auch als zu *lunulata (barbara)* gehörig erweist. Die Zeichnung ist manchmal weniger breit, auch können die beiden Scheibenflecke nur durch eine schmale Linie miteinander verbunden sein. Diese Rasse *rolphi* ist besonders aus Marokko (Tanger, Mogadir) bekannt geworden und zwar auch im Küstenbereich und nicht in den Schotts. In meiner Sammlung habe ich neueres Material aus Guercif und Oualidia, beide Orte ebenfalls in Marokko.

Die vier ersten Fühlerglieder sind kupfrig, die restlichen schwarz, die Schenkel sind ebenfalls kupfrig, die Schienen grün, die Tarsen schwarz. Wangen, Brust und alle Seitenteile derselben sind leuchtend kupferrot, das Abdomen ist blau bis blauviolett, stellenweise mit grünem Schimmer. Die Länge der Tiere schwankt zwischen 12 und 15 mm.

Vor kurzem habe ich einige Individuen einer Population aus Touzeur in Tunesien erhalten. Der Fundort liegt weit im Innern des Landes und anscheinend in der landwirtschaftlich intensivst genutzten Zone am Westufer des Schott el Djerid. Die Tiere, zwei ♂♂ und ein ♀, sind nicht hell- sondern dunkel-erzbraun, stellenweise allerdings mit hellkupferrotem Schimmer. Zwei von ihnen, die beiden ♂♂, haben auch den auffallenden Glanz der Rasse *rolphi,* deren Binde ist jedoch wesentlich schmäler. Der Penis ist bei dem einen ♂ auffallend schmal, dafür ist der Chitinzahn sehr breit, beim zweiten ♂ ist die Penisröhre normal geformt wie bei *lunulata* und auch der Chitinzahn ist schmal wie

bei dieser. Um diese Population richtig beurteilen zu können, müßte eine größere Serie zur Untersuchung zur Verfügung stehen. Ich betrachte sie wegen der glänzendbraunen Farbe vorläufig als zur ssp. *rolphi* gehörig.

Fundorte für die Rasse *rolphi:* Marokko: Tanger; Mogadir; Guercif; Oualidia. Dann für eine etwas abweichende Form: Tunis: Touzeur.

ssp. *reductemaculata* Mandl 1934

In der Gestalt von *lunulata* s. str. nicht sonderlich verschieden, nur etwas weniger robust. Die Zeichnung jedoch ist stark reduziert: Am häufigsten verschwindet der vordere Humeralfleck, dann der hintere Apikalfleck. In weniger starkem Ausmaß neigen dann die anderen Flecke zum Verschwinden. Das extremst gezeichnete Exemplar besitzt nur noch eine Andeutung des hinteren Humeralflecks, desgleichen schwache Spuren der beiden Randflecke. Die beiden Scheibenflecke sind in stark reduziertem Ausmaß vorhanden. Gänzlich fehlen der vordere Humeralfleck und die beiden Apikalmakeln.

Die Farbe ist im allgemeinen schwarz, doch kommen auch Ausnahmen vor: Die Oberseite kann braun oder, allerdings sehr selten, auch blau werden.

Diese Rasse wurde bisher nur aus der Cyrenaika in der Umgebung von Bengasi bekannt und zwar in Küstennähe, bemerkenswert deshalb, weil dieser Biotop für eine *lunulata*-Form ungewöhnlich ist.

Weder die Gestalt der Penisröhre noch die des Chitinzahns im Penisinnensack ist von jener der Nominatform verschieden.

Bei beiden Subspecies scheint es sich um Formen zu handeln, die in Teileigenschaften (Farbe, reduzierte Zeichnung, Biotop, nicht aber im Glanz) an die Art *littoralis* F. erinnern, so daß der Eindruck einer näheren Verwandtschaft entsteht. Die Auseinanderentwicklung wird sich im Miozän, zur Zeit der Austrocknung des Mittelmeeres, vollzogen haben. Es verblieben in diesem Raum eine Unzahl von Seen mit teils geringerem, teils mit höherem Salzgehalt zurück, mit dementsprechend stark unterschiedlichen Biotopen an ihren Ufern. Die Bodenfauna an diesen Ufern bildet die Nahrung für diese Tiere und muß dementsprechend Folgen zeitigen. Interessant ist, daß heute noch *lunulata* s. str. in extrem salzhaltigen Gebieten lebt, *littoralis* in salzärmeren.

Lophyridia nemoralis Olivier

Die vierte und letzte Art der *lunulata*-Gruppe ist ohne Zweifel die umstrittenste. Sie wurde 1790 von Olivier zwar als Art aufgestellt, wurde aber von keinem der nachfolgenden Autoren als solche anerkannt. Sie wurde als „Varietät" mit getrennten Scheibenmakeln der *littoralis* F., die drei Jahre zuvor publiziert worden war, betrachtet und später, als *littoralis* als „Varietät" der *lunulata* F., die sechs Jahre vor *littoralis* aufgestellt wurde, angesehen wurde, als Varietät zu dieser gestellt.

Die Ursache dieser Fehleinschätzung ist leicht erkennbar. *Nemoralis* wurde aus der Provence, also diesseits der Pyrenäen, beschrieben, *littoralis* zwar aus Marokko, doch wurde bald erkannt, daß die Individuen der Iberischen Halbinsel nordwärts über Barce-

lona hinaus, also jenseits der Pyrenäen, ebenfalls zu *littoralis* gehören. Zudem neigen die Individuen der dort beheimeteten Populationen zu einer starken Verschmälerung der Medianbinde, die sogar in zwei Teile zerfallen kann, während auch bei *nemoralis* Individuen vorkommen, die eine zwar schmale aber doch deutlich erkennbare Vereinigung der vorderen Scheibenmakeln zeigen. Damit war, wie man glaubte, jeglicher Unterschied verwischt.

Diese Tatsachen haben mich veranlaßt, anzunehmen, daß es sich bei diesen Populationen um eine Mischform handelt, die während der Besiedlung dieses Raums bereits zustande kam. Wie dies vor sich gegangen sein kann, habe ich im Kapitel über *littoralis* ausgeführt. Hier will ich nur betonen, daß es trotzdem gelingt, die Hauptmasse der Individuen dieser „Zwillingsarten", einer der beiden Arten zuzuteilen und führe die Eigenschaften, die die Art *nemoralis* charakterisieren, nochmals an, mich aber auf jene des Typus beschränkend.

Die Stirn ist unbehaart, das erste Fühlerglied ist nur schütter beborstet. Die Farbe der Flügeldeckenoberseite ist dunkelgrün, die Zeichnung besteht aus einem Humeral- und einem Apikalmond, zwei getrennten Seitenrandmakeln und zwei Makeln auf der Scheibe. Diese vier Punkte sind also voneinander getrennt.

Wenn man sich der Mühe einer genitalmorphologischen Untersuchung unterzieht, findet man noch weitere Unterschiede: Der erste Hautlappen, von der Penisspitze an gezählt, ist mindestens bis zur Hälfte, nicht selten aber auch zur Gänze mit kleinen, spitzen Höckerchen, also Stacheln, bedeckt; der Chitinzahn ist weniger spitz und die Penisröhre ist relativ länger, weniger gekrümmt und keinesfalls in der Mitte gebaucht.

Gegenüber den anderen Arten dieser Gruppe zeichnet sich aber *nemoralis* s. l. durch einige Besonderheiten aus. Sie ist zum Beispiel mit Abstand die Art mit dem größten Siedlungsraum, reicht er doch von Westsibirien bis zur französischen Mittelmeerküste, das sind 103 Längengrade und 9 Breitengrade. Sie ist auch die phylogenetisch jüngste dieser Arten, von enormer Plastizität, die ihr die Anpassung an die verschiedensten Biotope ermöglicht, so daß zwei ihrer Rassen sogar die Ufer von Süßwasserseen bewohnen. Eine Folge dieser Anpassungsfähigkeit ist die Aufspaltung in Rassen, von denen, einschließlich der in dieser Studie beschriebenen, bisher acht bekannt geworden sind und weitere werden mit großer Wahrscheinlichkeit folgen. Sie ist auch jene Art, die hinsichtlich der Variationsbreite einiger Eigenschaften wie Größe, Farbe und Zeichnung alle anderen weit in den Schatten stellt. Die Größe ist von Rasse zu Rasse verschieden und schwankt zwischen zehn und siebzehn Millimetern. Die Farbe ist bei der Hauptmasse hell bis dunkler braun-erzfarben, sie kann aber auch kupferrot oder heller bis dunkler grün, ja leuchtend smaragdgrün, oder blau, oder violett, oder schwarz werden. Die Zeichnung kann, ganz abgesehen von der intermediären Form der Medianbinde bei der wahrscheinlichen Mischform im Zwischenbereich mit *littoralis,* wieder nach Rasse verschieden, stärker ausgeprägt sein, so daß sich die vorderen Scheibenmakeln auf der Flügeldecke durch einen mehr oder weniger schmalen Strich verbinden, es kann aber auch die eine oder andere Makel verschwinden bis zum Extremfall einer völlig ungefleckten Flügeldekkenscheibe. Besonders bemerkenswert ist aber auch die Variabilität der Form des Chitinzahns im Penisinnensack. Er ist im Normalfall mäßig zugespitzt, bildet zuweilen kleinere

Zähnchen zusätzlich aus, bei einer Rasse aber zwei, senkrecht zur Achse stehende, längere und spitze Zacken. Bei einer Mischform mit der einspitzigen Form entstehen dann sogar drei Zacken.

Die Gesamtart weitete ihren Lebensraum vom Entstehungsraum sowohl nach Osten wie nach Westen aus. Von Nordiran im Raum um den Urmiasee reicht er ostwärts bis Westsibirien und westwärts bis zur französischen Mediterranküste. Im Einzelnen bedeutet das die Besiedelung folgender Räume: Turkmenien, das westlichste Tadschikistan, Usbekistan, Kasachstan und das Talysch-Gebiet, das Bakinsker-Gebiet, Daghestan Süd-Rußland, die Krim, ja sogar noch Teile von Estland (nach Jacobson), Bessarabien, Rumänien, Bulgarien, die europäische Türkei, Griechenland, Albanien, Jugoslawien, Italien, das mediterrane Frankreich, alle küstennahen und küstenfernen Mittelmeerinseln und Anatolien. Es existiert aber noch ein sekundäres, heute unzusammenhängendes Siedlungsgebiet von Südrußland bis Mitteleuropa reichend, am Neusiedlersee und an einem kleinen Fischteich im südlichen Mähren endigend. Es hängt mit der erdgeschichtlichen Entwicklung im mittleren Tertiär zusammen, als die Auffaltung der Alpen und der östlichen Gebirgszüge ihren Anfang nahm. Im Gefolge dieser Erdbewegungen verlandete die Paratethys und schuf Lebensräume für diese Art an den Ufern der zurückgebliebenen Salzseen und Salztümpel, ja sogar noch in vollkommen verlandeten Salzsteppen, wie in Ungarn auf Pusztaböden, oder in Rumänien, oder in Südrußland. Der Großteil dieser Populationen ist heute isoliert, trotzdem kann man sie nicht oder kaum voneinander unterscheiden. Ich sehe nur in einem einzigen Fall eine geographische Rassenbildung als gegeben, da diese sich durch eine fast hundertprozentige Schwarzfärbung ihrer Oberseite von allen anderen unterscheidet. Es ist die Rasse an dem früher erwähnten Teich bei Faldsberg, die ich *feldsbergensis* nennen werde.

Auf dem Weg nach Osten scheint sich keine Rasse gebildet zu haben. Auch auf dem Weg nach Westen entstand eine erste, deutlich unterscheidbare Rasse erst auf Cypern, Rhodos und im südlichen Anatolien: *winkleri* Mandl. Eine Mischrasse zwischen dieser und der *nemoralis* s. str. entstand im Raum von Nordost-Anatolien bis zum Kaspimeer-Gebiet: *mandli* (Schilder i. l.) Mandl. Bei Lindos auf der Insel Rhodos entstand auf kleinstem Raum beschränkt eine Rasse *azureola* nov., auf Kreta eine Rasse *zimmermanni* (mit schwarzer Oberseite), die nicht an den Meeresküsten, sondern im Binnenland lebt, aber auch an den Ufern des einzigen Süßwassersees auf Kreta (ab. *hansreisseri* nov. dieser Rasse mit kupferbrauner Oberseite), auf Sardinien die Rasse *fiorii* Grandi, auf Korsika und Mittel- bis Norditalien eine Mischrasse *quadripunctata* Rossi, an allen übrigen Gestaden des nördlichen Mittelmeeres lebt dann die Rasse *nemoralis* s. str., soweit bis jetzt zu überblicken ist.

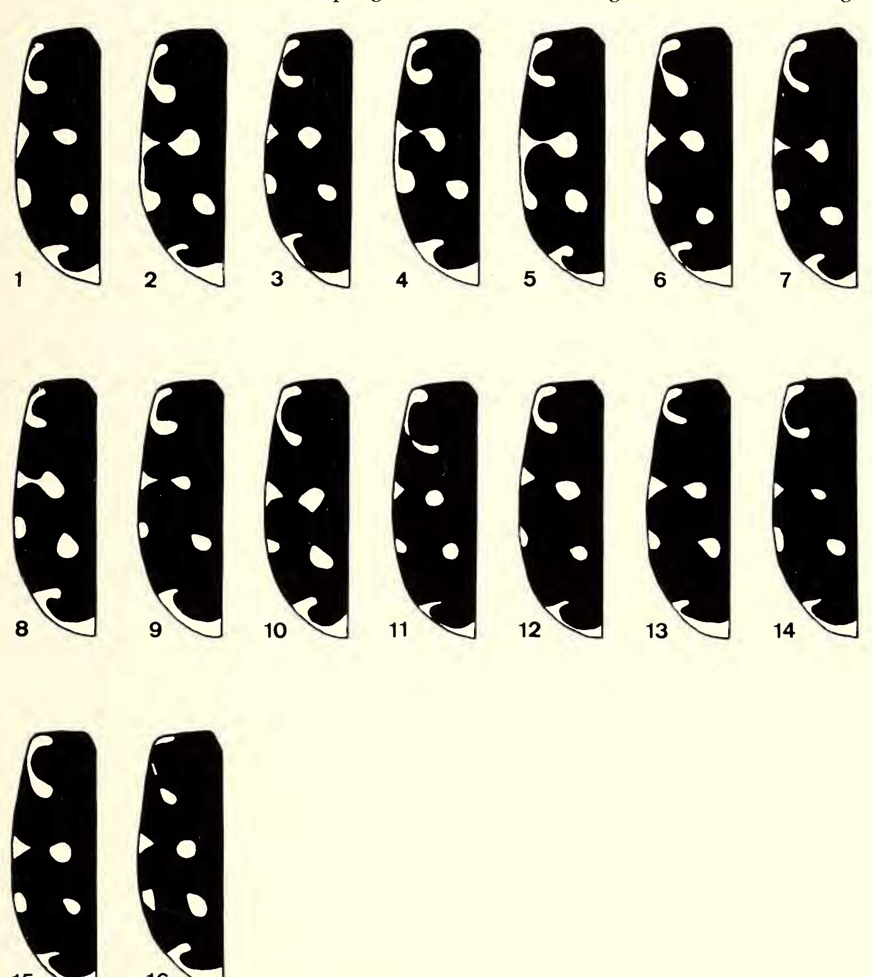
Vorstehend wurden die Siedlungsgebiete der Rassen in großen Zügen umrissen, nähere Einzelheiten, wie die Nennung von Seen, Orten und dergleichen, werden dann bei der Besprechung der acht Unterarten gegeben werden.

ssp. *nemoralis* s. str. Olivier 1790

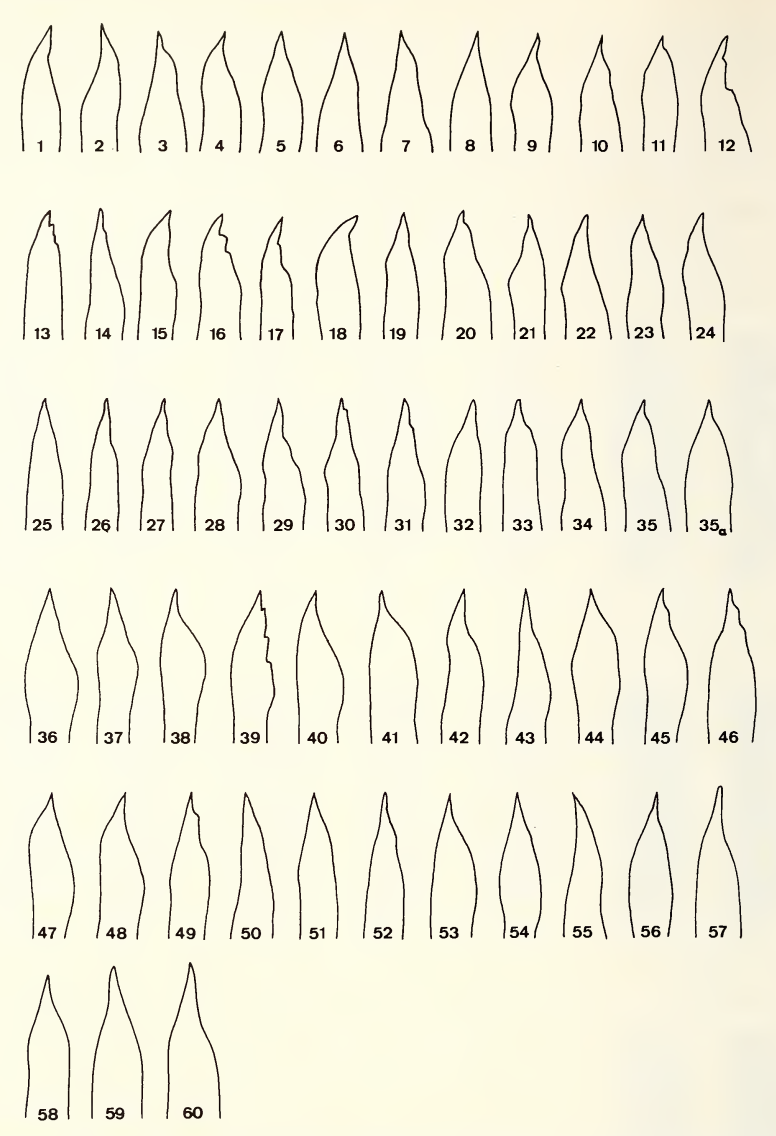
Auch *nemoralis* wurde von Olivier als Art beschrieben. Die Beschreibung lautet: ,,C. D'un vert bronzé; élytres avec quatre points et deux taches en croissant. C. Viridiaenea, elytris punctis quatuor lunulisque albis.

Similis *Cicind. campestris,* et forte mera varietas. Antennae basi aeneae, apice fusco-cinereae. Labium superior flavum. Mandibulae basi flavae, apice nigrae. Caput thoraxque aenea. Elytra viridi-aenea, disco maculis quatuor, duabus marginibus, macula lunata ad angulum baseos alteraque in apice. Corpus subtus coeruleum, thoracis pectorisque lateribus cupreis, griseo villosis. Pedes cuprici.“

Die nachfolgende französische Beschreibung lautet ins Deutsche übersetzt: Sie ähnelt sehr der *Cic. campestris,* von der sie wahrscheinlich nur eine Varietät darstellt. Die Fühler sind bronzefarben an der Basis, schwärzlichgrün am Ende. Der Kopf und der Halsschild sind bronzefarben, kupfrig schimmernd. Die Flügeldecken sind bronzegrün,



Flügeldeckenzeichnung von 16 Exemplaren der *L. nemoralis* Olivier s. str.: 1 Usbekistan. – 2 Turkmenia. – 3 Penschdeh, Transkaspien. – 4–6 Uralsk. – 7 Servia, Makedonien. – 8 Saloniki. – 9 Keos, Kykladen. – 10 Naxos, Kykladen. – 11 Kreta. – 12 Italien, 40 km südlich von Neapel. – 13–15 Hérault. – 16 aus W. Horn, 1938.

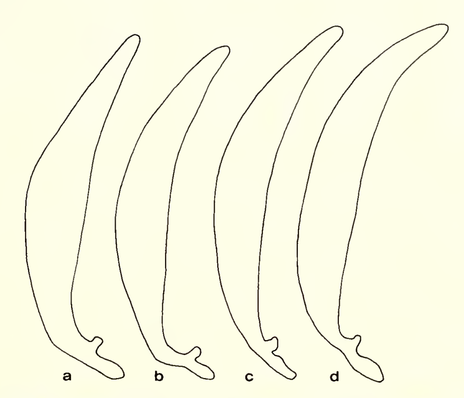


Lophyridia nemoralis Olivier s. str.: Form des Chitinzahnendteils von 61 Individuen aus folgenden Fundorten: 1 Gallia ohne näheren Fundort. – 2 Toulon. – 3 u. 4 Sizilien. – 5 Syracus. – 6 Istrien. – 7 u. 8 Griechenland ohne näheren Fundort. – 9 Kephalenia. – 10 u. 11 Euböa. – 12 Astari bei Skala, Griechenland. – 13 u. 14 Attika. – 15 u. 16 Peleponnes. – 17 Poros. – 18 Insel Milo. – 19 Kreta. – 20 u. 21 Kykladen. – 22 Kythnos, Kykladen. – 23 u. 24 Naxos. – 25 Keos. – 26 Makedonien ohne näheren Fundort. – 27 Rumänien ohne näheren Fundort. – 28 Smyrna. – 29 Burdur, Zentralanatolien. – 30 Taurus. – 31 Erzerum. – 32 Erzerum. – 33 Krim. – 34 Kirgisensteppe. – 35 Urmiasee. – 35a Usbekistan. – 36 bis 38 Kreta, Südostküste, Kap Irápetra. – 39 bis 43 Kreta, Ostküste, Halbinsel Sitia, Kap Ssidheron. – 44 bis 49 Kreta, Nordküste, Umgebung von Iraklion. – 50 Insel Laphonisi. – 51 Candia, Kreta. – 52 St. Nicolo, Kreta. – 53 u. 54 Trapezunt, Anatolien, Schwarzmeer-Küste. – 55 Usbekistan. – 57 Usbekistan. – 58 Turkmenia. – 59 Daghestan. – 60 Uralsk.

mit einer weißen, mondförmigen Makel am Basisaußenrand und einer am anderen Ende und vier Punkten in der Mitte, davon zwei am Außenrand. Die Unterseite ist leuchtend blau, die Seiten der Brust und des Halses sind kupfrig, mit weißlichen Härchen besetzt. Sie findet sich in der Provence. Aus dem Cabinet de M. Bosc.

Die Variationsbreite der Nominatform hält sich in engen Grenzen: Die Größe schwankt im allgemeinen zwischen 14 und 16 mm. Die Farbe ist in der Regel bronzegrün bis bronzebraun, seltener braunschwarz bis schwarz. Rein grüne Individuen sind selten, blaue noch seltener. Mir ist nur ein einziges blaues Exemplar vom Urmiaseeufer in Iran bekannt. Die Zeichnung ändert ebenfalls nur wenig ab: Der Humeral- und der Apikalmond sind in seltenen Fällen unterbrochen. Die beiden Seitenrandmakeln können durch eine feine Linie miteinander verbunden sein, desgleichen kann auch die vordere Randmakel mit dem oberen Scheibenfleck durch eine mehr oder weniger breite, zumeist aber nur strichförmige, Linie zu einer Binde vereinigt sein. Diese Zeichnungsform ist im östlichen Teil des Verbreitungsgebietes sogar vorherrschend, die meisten mir bekanntgewordenen Individuen zwischen Iran und Griechenland haben eine allerdings sehr schmale Mittelbinde. Nur im südlichen Rußland wird sie sogar erheblich breit. Eine aber auch nur sehr spärliche Behaarung der Stirn findet man bei Individuen von der französischen Mittelmeerküste.

Über die Form der Penisröhre wurde bereits gesprochen: Sie ist relativ lang und wenig gekrümmt, an keiner Stelle bauchig erweitert. Der Chitinzahn ist zugespitzt, aber nicht so nadelscharf wie jener der *littoralis*. Die Bewehrung des ersten Hautlappens ist sehr variabel: Bei den östlichsten Populationen ist sie sehr gering und nur auf den hintersten Teil des Sackes beschränkt. Sie wird dicht und auffälliger bei westlicher lebenden Populationen und sehr dicht bei Individuen aus Südfrankreich.



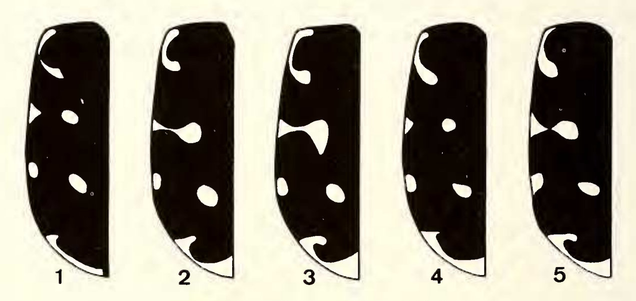
Umriß der Penisröhre von 4 Exemplaren der *L. nemoralis* Olivier s. str.: a Usbekistan. – b Turkmenia. – c Daghestan. – d Uralsk.

Der Lebensraum dieser Rasse in großen Zügen: Nord-Iran (Kaspiseesüdufer), Turkmenien, Usbekien, Teilgebiete Russisch-Asiens, Daghestan (Kaspisee-Westküste), Süd-Rußland, Teilgebiete von Anatolien (Norden und Westen), Küsten des Schwarzen Meeres (Rumänien und Bulgarien), Nordküste des Mittelländischen Meeres (von der

Türkei an über Griechenland, Albanien, Jugoslawien, die Appenninen-Halbinsel etwa bis zur Mitte und wieder von Genua bis zur Grenze mit Frankreich und über diese hinaus bis fast zur spanischen Grenze, alle küstennahen Inseln, aber auch Kreta, und Mitteleuropa einschließlich Südrußlands, soweit Salzsteppen vorhanden sind. Hinsichtlich Siziliens sei folgende interessante Feststellung gemacht: Von demselben Entomologen, von dem ich das *lunulata*-Individuum aus Lampedusa erhielt, bekam ich auch eine größere Serie von Exemplaren aus Sizilien und zwar praktisch vom gesamten Meeresstrand rund um die Insel. Der weitaus größte Teil aller Individuen zeigte eine völlig unbehaarte Stirn, ganz wenige Exemplare hatten zwei bis drei Härchen, eine Erscheinung, wie sie bei allen Populationen an Einzelindividuen immer wieder beobachtet werden kann. Von einer Behaarung der Stirn, wie sie *littoralis*-Individuen fast immer zeigen, kann dabei keine Rede sein. Immerhin bestand die Serie aus fast fünf Dutzend Exemplaren, und so sehe ich meine Meinung bestätigt, daß alle Populationen auf Sizilien zu *nemoralis* s. str. zu rechnen sind.

Die Besiedlung dieser Insel kann nur von dem heute östlich der Adria gelegenen Raum aus erfolgt sein, keinesfalls aus Mittelitalien, da dort eine andere *nemoralis*-Rasse, nämlich *quadripunctata* Rossi, lebt.

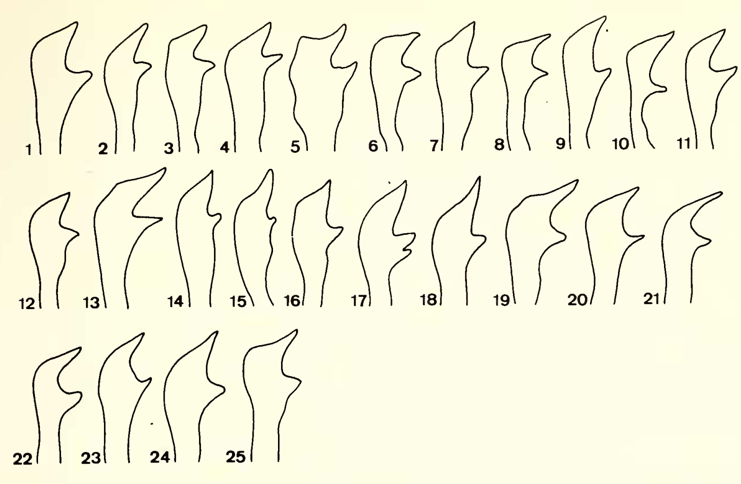
Bezüglich der Verbreitung dieser Form in Ungarn wird auf Csiki, „Die Käferfauna des Karpaten-Beckens“, verwiesen. Er schreibt ganz allgemein: „... in den natron- und sodahaltigen Gebieten ...“.



Flügeldeckenzeichnung von 5 Exemplaren der *L. nemoralis winkleri* Mandl: 1 Asia min. ohne nähere Fundortsangabe. – 2 Cypern ohne nähere Fundortangabe, aus der Typenserie. – 3 Tuz gölü, Anatolien. – 4 Tscharschamba, Vilajet Samsun, an der Schwarzmeerküste Anatoliens. – 5 Cypern ohne nähere Fundortsangabe, aus der Typenserie.

ssp. *winkleri* Mandl 1934

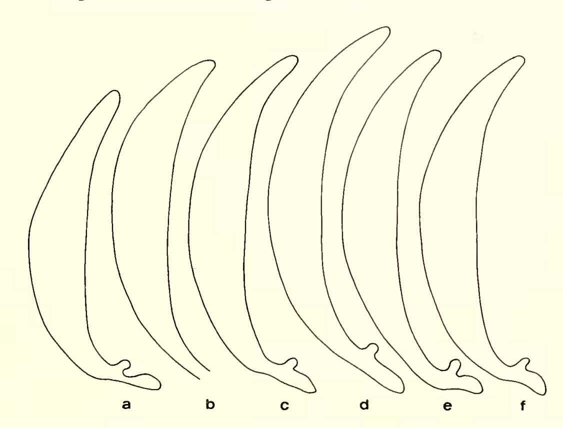
Die Beschreibung erfolgte in den Arbeiten für morphologische und taxonomische Entomologie aus Berlin-Dahlem, Band I, S. 243. Weder morphologische noch sonstige Eigenschaften, wie etwa Färbung oder Zeichnung, geben Anhaltspunkte zur Unterscheidung von der Nominatform *nemoralis* s. str. Nur wenn man sehr große Serien der Form *winkleri* vor sich hat wirkt sie etwas kleiner und auch etwas gewölbter und daher auch schmäler. Das gilt besonders für die Populationen auf der Insel Cypern. Tatsächlich unterscheidbar ist *winkleri* allein durch die Form des Chitinzahns im Penisinnensack, der im Gegensatz zu jenem der *nemoralis* zweispitzig ist. Die beiden Spitzen sind im allge-



Umriß des Endstückes des Chitinzahnes im Penisinnensack: 1 Attika (für die Sicherheit dieses Fundortes kann ich nicht garantieren). – 2 Rhodos. – 3 bis 5 Cypern ohne näheren Fundort. – 6 Syrien ohne näheren Fundort. – 7 bis 9 Ladikija (Libanon). – 10 Antiochia. – 11 Jerusalem. – 12 Armenia ross. – 13 Enseli, (Bandar e Pahlevi), Kaspimeerküste in Persien. – 14 Eriwan, Türkisch Armenien. – 15 Sabandja. – 16 Syrien ohne näheren Fundort. – 17 Beirut, Libanon. – 18 Enzig, Anatolien. – 19 Anamur, Anatolien. – 20 Tscharschamba, Anatolien, Schwarzmeer-Küste. – 21 u. 22 Cypern ohne näheren Fundort. – 23 u. 24 Syrien ohne näheren Fundort. – 25 Cypern, Akrotiri-Bay (grüne Aberration, Brit. Mus.).

meinen senkrecht zur Längsachse ausgerichtet, also nicht in der Richtung der Längsachse wie bei *nemoralis* s. str. und allen übrigen Rassen auch. Ich verglich diese Art der Ausbildung mit einem Schraubenschlüssel.

Die Entstehung dieser Rasse dürfte in der Zeit der Austrocknung des Mittelmeeres in eben diesem Raum erfolgt sein. Die vielen großen und kleineren Seen, die dort zurückge-



Penisröhrenumriß von 6 Exemplaren der *L. nemoralis winkleri* Mandl: a Cypern ohne nähere Fundortsangabe (aus der Syntypenserie). – b Cypern wie vorhin. – c Asia min. ohne nähere Fundortsangabe. – d Tuz gölü, Anatolien. – e Tscharschamba, Vilajet Samsun, Schwarzmeer-Küste Anatoliens. – f Tscharschamba wie vorhin, zweites Exemplar.

blieben sind, müssen einen idealen Lebensraum für salzseeuferbewohnende Sandläufer gewesen sein. Nach dem Wiedereinströmen des Meeres wurde der Großteil der Populationen vernichtet und die Rasse erhielt sich nur auf den Inseln Cypern und Rhodos sowie auf der diesen gegenüberliegenden Südküste Anatoliens, in weiten Teilen des übrigen Anatollen und der heutigen Ostküste des Mittelländischen Meeres, von der türkischen Grenze angefangen bis zum Süden Israels.

Mir bekannte und genitalmorphologisch verifizierte Populationen der ssp. *winkleri* stammen von folgenden Fundorten:

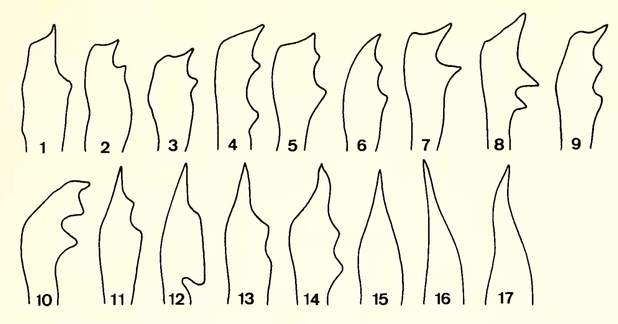
Persien: Enseli (Bandar e Pahlevi); Talysch- und Elburs-Gebiet am Kaspimeer. Russ. Armenien; Türkisch-Armenien, Eriwan. Syrien ohne nähere Fundortsangabe; Ladikije (Latikya); Libanon, Beirut. Israel, Jerusalem. Antiochia (Antakyje); Anatolien: Anamur; Enzig; Tuz gölü; Tscharschamba, Vilajet Samsun an der Küste des Schwarzen Meeres; Sabandja, West-Anatolien (wahrscheinlich Sabandja gölü); Asia min. ohne weitere Angabe. Cypern (loc. class.). Rhodos; Lindos auf Rhodos. Attika?

ssp. *mandli* (Schilder i. l.) Mandl 1967

Im Landesinnern Anatoliens, genauer in Türkisch-Armenien, dann in Enseli und weiter in Lenkoran am Kaspimeer, am Fuß des Talyschgebirges bis zum Elbursgebirge, also am Westufer des Kaspischen Meeres, kommt eine Form vor, die den Chitinzahn im Penisinnensack, anders als bei *winkleri,* nicht zweifach, sondern mehrfach gezinkt zeigt. Diese Zinken sind auch nicht so spitz wie bei *winkleri,* sondern eher kurze, eckige Zakken. Ich habe diese Form des Chitinzahns bereits 1934 in meiner Arbeit über *lunulata* erwähnt und drei solcher Organe auch abgebildet (unter den Nummern 71, 73 und 74; in der Legende steht durch einen Druckfehler 70 statt 73). Ich wollte diese Form zuerst als eigene Rasse abtrennen, bin aber dann doch zu der Ansicht gekommen, diese Form bei *winkleri* zu belassen und diese „... als eine von den übrigen *lunulata*-Rassen zwar scharf zu trennende Rasse anzusehen, die aber im Begriff steht, sich in zwei Unterrassen zu teilen...“.

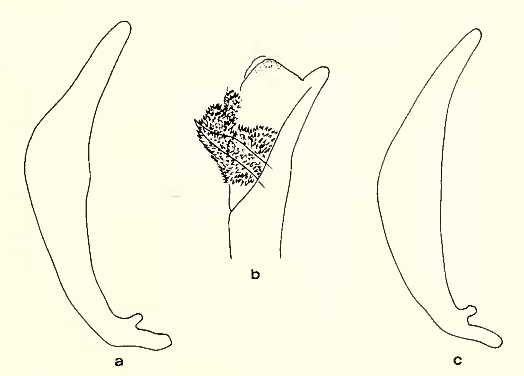
Dieser Ansicht schloß sich Schilder nicht an. Er sieht in dieser Form doch eine von *winkleri* verschiedene Rasse, die er 1952 bloß mit „confer *winkleri*“ bezeichnet, 1953 aber benennt: *mandli.* Eine Beschreibung gibt Schilder nicht, sondern weist bloß auf die beiden Figuren 73 und 74 der Tafel mit den Chitinzahnabbildungen hin (S. 239 der oben genannten Arbeit). Nach den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur ist eine solche Vorgangsweise nach 1930 für die Benennung eines Taxons nicht mehr zulässig, das heißt ein derartig geschaffener Name ist nicht verfügbar und ist ein nomen nudum.

Nun zeigen aber nicht nur diese beiden bzw. drei Individuen aus dem Talysch- und Elbursgebiet diese eigenartige Chitinzahnausbildung; ich habe bei einer Anzahl weiterer Exemplare aus Syrien, Anatolien, ja sogar aus der europäischen Türkei gleichartige oder sehr ähnliche Chitinzahnbildungen gesehen und glaube in dieser Form eine Mischform zwischen *winkleri* und *nemoralis* s. str. sehen zu müssen. Sie treten auch immer nur an der gemeinsamen Grenze zwischen den Lebensräumen dieser beiden Rassen auf. Auch



Umriß des Endstücks des Chitinzahns im Penisinnensack bei 16 Exemplaren der *nemoralis* ssp. *mandli*: 1 u. 2 Elbursgebiet. – 3 Talyschgebiet. – 4 Umgebung von Teheran. – 5 u. 6 Syrien ohne nähere Angabe. – 7 u. 8 Beirut, Libanon. – 9 Zarasee bei Sivas, Nordanatolien. – 10 Gallipoli. – 11 bis 17 Özalp in Ostanatolien, Umgebung des Wansees (16 u. 17 derselbe Chitinzahn von zwei Seiten. Die Figuren 15, 16 und 17 zeigen einen einspitzigen Chitinzahn, ein Rückschlag zu der einen Elternform dieser Mischrasse.).

kann die Entstehung eines dreizinkigen Chitinzahns am leichtesten durch eine Vereinigung des einspitzigen der *nemoralis* s. str. mit dem zweispitzigen der *winkleri* erklärt werden. Dazu kommt noch folgende Beobachtung: Ich habe an zahlreichen Individuen aus einer Serie aus Özalp, die der frühere Direktor der Zoologischen Abteilung am Naturhistorischen Museum in Wien, Hofrat Dr. Eiselt, gesammelt hat, Penispräparate gemacht und dabei festgestellt, daß kaum zwei Individuen eine gleichartige Ausbildung des Chitinzahns zeigen, einige wenige sogar nur einen einspitzigen besitzen, also den der *nemoralis* s. str. Daß sie solche aber nicht sind, beweist der unbewehrte erste Hautlappen im Penisinnensack. Sie wären also als Rückschlag zu einer der Elternformen zu deuten. Da mir diese Form aber doch den Charakter einer wenn auch noch nicht gefestigten Rasse zu haben schien, wollte ich sie aus dem Kreis der benachbarten Rassen herausnehmen und sie mit einem eigenen Namen belegen. Um nicht einen neuen Namen wählen zu müssen, habe ich mich entschlossen, den Schilderschen Namen beizubehalten und die Beschrei-



a und c Penisröhrenumriß von *nemoralis mandli*: a Ozalp. – c Elbursgebiet; b Penisröhrenendstück mit ausgestülptem Innensack: Das Exemplar zeigt einen einspitzigen Chitinzahn wie *nemoralis* s. str., aber einen unbewehrten ersten Hautsack.

bung sozusagen nachzuliefern (1967), allerdings unter Einbeziehung weiterer Populationen aus Syrien, Türkisch-Armenien und anderen Orten.

Die Entstehung dieser Form ist unschwer zu erklären. Als im Miozän nach der Austrocknung des Mittelmeeres *nemoralis*-Populationen vom Norden in diesen Raum vordrangen, entstand dort die Rasse *winkleri,* die dann einen breiten Raum besiedelte, der mit dem heutigen Ostteil des Mittelländischen Meeres, etwa von der Ostküste der europäischen Türkei bis zur Ostküste dieses Meeres reichte, einschließlich der Inseln Rhodos und Cypern. Möglicherweise war bereits zu dieser Zeit eine Vermischung der ssp. *winkleri* mit der nördlicher siedelnden *nemoralis* s. str. möglich, jedoch nach dem Wiedereinströmen des Meeres unterbunden. Erst im Jungtertiär, als die Ägäis neuerdings trokken war, konnte eine Ausbreitung der *winkleri* nach Anatolien in größerem Maße erfolgen und damit eine Vermischung mit *nemoralis* s. str. eintreten. Dies ist die wahrscheinlichere Art des Entstehens der Mischform, denn sie muß, ihrer Plastizität nach zu schließen, noch sehr jungen Ursprungs sein. Die Instabilität aller ihrer Eigenschaften ist auffallend, was besonders an der Ausformung des Chitinzahns zu erkennen ist (siehe die Figuren).

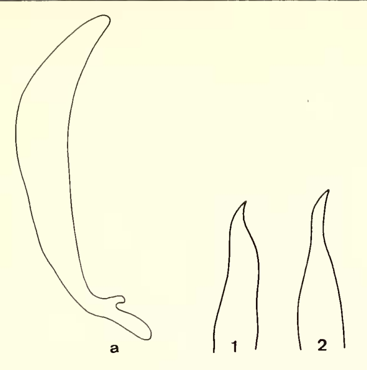
Ich habe diese Mischrasse von folgenden Fundorten gesehen bzw. genitalmorphologisch deren Zugehörigkeit zu ihr konstatiert: Kaspiseeküste in der Region des Elburs- und des Talyschgebirges; Umgebung von Teheran; Lenkoran, Westküste des Kaspisees; Syrien ohne nähere Angabe; Beirut, Libanon; Zentralanatolien, Tuz Gölü; Özalp in der Umgebung des Wansees in Türkisch-Armenien; Gelibolu (Gallipoli), Europ. Türkei.

Diese Rasse wird sicher noch an vielen Orten festgestellt werden, sobald weiteres Material aus den Räumen, die die Grenzzonen zwischen *nemoralis* s. str. und *winkleri* bilden, erhältlich sein wird und man sich der Mühe, eine genitalmorphologische Untersuchung durchzuführen, unterzieht.

ssp. *azureola* nov.

Von dieser Form, die sich praktisch nur durch die blaue Farbe ihrer Oberseite von einem kleinen Individuum der Nominatform oder der ssp. *winkleri* unterscheidet, standen mir vor Jahren meiner Erinnerung nach zwei männliche Exemplare zur Verfügung. Sie wurden in der Nähe des Hafens von Lindos auf Rhodos von Herrn Petrovitz erbeutet, soweit ich mich entsinne, und so sah ich sie vorerst als blaue Aberration der ssp. *winkleri* an, da sonst keine andere Rasse auf dieser Insel bekannt war. Später fertigte ich Genitalpräparate an und mußte zu meinem Erstaunen feststellen, daß es sich um eine Form handelte, die wegen ihres einspitzigen Chitinzahns der Nominatform nahe steht, aber doch nicht mit ihr identisch ist. Außer der blauen Farbe der Oberseite ist das Endstück des Chitinzahns etwas abgebogen und anscheinend auch stärker zugespitzt.

Auch diese Form wird sich ähnlich der ssp. *winkleri* aus einer im Miozän in das ausgetrocknete Mittelmeer eingewanderten *nemoralis*-Population entwickelt haben und hat sich nach Wiedereinströmen des Meeres nur noch auf Rhodos gehalten. Die Konkurrenz der dortigen Massenpopulationen der ssp. *winkleri* hat sie auf ein kleinstes Refugium zurückgedrängt, wo sie sich bis heute erhalten hat. Ihre Entdeckung darf als großer Zufall gewertet werden.



Lophyridia nemoralis azureola: a Penisröhrenumriß; 1 und 2 Chitinzahnendstück der beiden Exemplare aus Lindos auf Rhodos.

Die beiden Exemplare befinden sich in meiner ersten Cicindeliden-Sammlung, die zur Zeit im Museum G. Frey verwahrt ist, und ich konnte sie leider noch nicht zum nochmaligen Studium einsehen. Sie sind auch nicht als Typen gekennzeichnet. Sobald es möglich sein wird, Tiere aus diesem Museum wieder zu entlehnen, werde ich die Kennzeichnung als Holo- und Paratypus nachholen. Sie dürften beide den Fundortvermerk Lindos auf Rhodos tragen. Die nebenstehende Zeichnung der Penisröhre und die Umrisse der Endstücke des Chitinzahns der beiden Exemplare stammen aus meinen Notizen.

ssp. *zimmermanni* Mandl 1970

Äußerlich gleicht sie einem kleinen, schmalen Individuum der *nemoralis* oder der von mir aus Cypern beschriebenen ssp. *winkleri*, ist aber schwarz, wie etwa die ab. *graeca*, nur ist diese größer und breiter. Von den in meiner Publikation angeführten Eigenschaften möchte ich hier nur folgende besonders hervorheben: Die Zeichnung ist von jener der *aulicoides* nicht sonderlich verschieden, auch bei ihr ist der untere Scheibenfleck fast kreisrund. Alle Makeln sind durchwegs kleiner, fallen also weniger auf. Die Seitenrandflecke sind ebenso miteinander verbunden wie die Humeral- und die Apikalmakeln, was bei der Nominatform nicht immer der Fall ist. Die Unterseite ist metallisch und zwar sind die Wangen und die Brust mit allen Seitenteilen kupferrot, das Abdomen ist bläulichgrün, die Schenkel sind teilweise kupfrig, die Schienen sind grün und die Tarsen sind schwärzlich.

1 2 3 4

Lophyridia nemoralis zimmermanni: 1–3 Flügeldeckenzeichnung von drei Exemplaren dieser Subspecies vom Kournas-See, einem Süßwassersee westlich von Iraklion. – 4 Flügeldeckenzeichnung des Typus der Subspecies *zimmermanni*.

Diese Angaben über die Eigenschaften dieser Rasse stammen aus meiner Beschreibung der Subspezies *zimmermanni* aus dem Jahre 1970. Ich kannte von dieser Rasse bloß zwei Exemplare. Ihre genau angegebenen Fundorte lauten: Iraklion, 25. VI. 1942 bzw. Messaraebene, Phaestos, 28. VI. 1942, Kreta; leg. K. Zimmermann. Das eine Exemplar (der Holotypus) befindet sich in der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldt-Universität in Berlin und das zweite Exemplar (Paratypus) in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien.

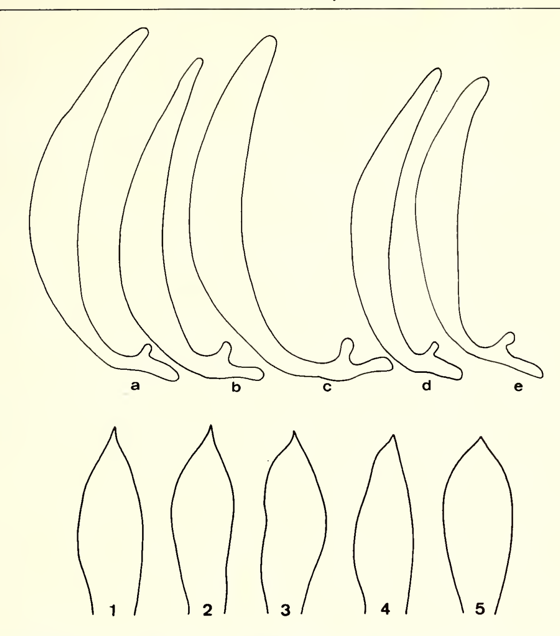
Ich habe daraufhin mehrere Dutzend Exemplare aus den verschiedensten Gegenden der Insel Kreta, die mir vom Berliner Museum zur Verfügung gestellt wurden, untersucht. Es war kein weiteres Exemplar dieser Rasse dabei. Auch mehrere befreundete Sammler und ich selbst haben in der Umgebung der beiden Städte gesammelt, doch war auch in diesen Ausbeuten kein weiteres Individuum dieser Subspecies vorhanden. Alle Populationen erwiesen sich als *nemoralis* s. str., nur eine Population von den Ufern des einzigen Süßwassersees westlich von Iraklion erwies sich als keine *nemoralis* s. str.

Ich hielt diese Form anfänglich für eine noch unbeschriebene Rasse der *nemoralis*, die ich dem Entdecker, dem bekannten, leider schon verstorbenen Lepidopterologen Hans Reisser zu Ehren, als *hansreisseri* bezeichnen wollte, unter welchem Namen ich sie auch an mehrere Fachkollegen verschickte. Ihr Fundort war die Uferzone des Kournas-Sees in der Provinz Rethimnon, übrigens der einzige Süßwassersee auf dieser Insel.

Die relativ geringe Entfernung dieses Fundortes von den beiden bekannten, in der benachbarten Provinz Iraklion gelegenen Fundorten für die ssp. *zimmermanni*, Phaestos (45 km) und Iraklion (75 km), brachte mich auf den Gedanken, daß ein Zusammenhang zwischen den beiden Formen bestehen könnte. Da Phaestos nicht an der Meeresküste liegt konnte vielleicht ein in der Regenzeit sich bildender Tümpel, also auch Süßwasser, für die Rasse *zimmermanni* eine zwar nicht optimale aber immerhin in Betracht zu ziehende Möglichkeit zum Überleben bieten.

Vorerst untersuchte ich die mir neu erscheinende Form gründlich. Gestalt und Größe stimmten mit *zimmermanni* überein. Die Oberseitenfarbe allerdings nicht. Sie ist hell-kupferbraun und nicht schwarz wie bei jener. Auch in der Zeichnung besteht praktisch kein Unterschied. Im Aussehen der Penisröhre besteht ebenfalls kein gravierender Unterschied; der Chitinzahn im Innensack allerdings ließ keinen Zweifel offen, daß es sich bei der Form *hansreisseri*, um vorerst diesen Namen zu verwenden, um eine *nemoralis*-Rasse handeln mußte und nicht etwa um eine *aulicoides*-Form, wie man beim Anblick des Chitinzahns der *zimmermanni* vermuten könnte. Er ist zwar vom Chitinzahn der *nemoralis* s. str. durch seine eher keulenartig wirkende Form stark abweichend, hat aber dennoch eine wenn auch nur zähnchenartige Spitze. Bei *zimmermanni* hingegen scheint er abgerundet, also ohne Zähnchen, eben *aulicoides*-artig.

Ich erbat mir noch einmal den Typus des *zimmermanni* zur Ansicht und erhielt ihn bereitwilligst zusammen mit einer ansehnlichen Serie weiterer *zimmermanni*-Exemplaren von den beiden klassischen Fundorten, Iraklion und Phaestos. Sie waren zwar durch Anthrenen-Fraß etwas beschädigt, doch war eine genitalmorphologische Untersuchung an den meisten Individuen durchführbar. Erstaunlicherweise waren alle Tiere braun und



Lophyridia nemoralis zimmermanni: a–e Penisumrisse und 1–5 Chitinzahnenden im Penisinnensack von fünf Exemplaren.

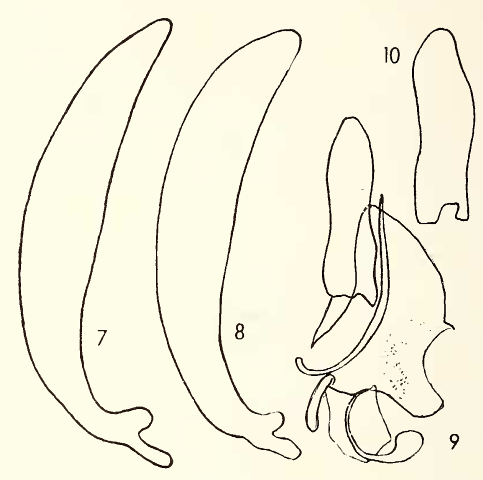
nicht schwarz, wie die beiden typischen Exemplare. Scheinbar wurden die schwarzen Tiere wegen ihrer abweichenden Farbe in die Hauptsammlung gesteckt, mit der ich sie zur Untersuchung bekommen habe, während die übrigen, braunen Individuen erst jüngst aufgefunden und mir gesandt wurden.

Nun konnte ich das Aussehen des Chitinzahns im Penisinnensack an einer größeren Serie studieren; er erwies sich identisch mit jenem des „*hansreisseri*". Ich prüfte nunmehr auch den Chitinzahn des Typus und entdeckte nach mehrmaligem Hin- und Herwenden unter dem Deckglas schließlich doch, daß das Ende nicht abgerundet, wie ich es gezeichnet hatte, sondern mit einem, wenn auch nur winzigen Zähnchen versehen war. Damit ist die Identität der Reisserschen Exemplare, also der *hansreisseri* m. i. l., mit der ssp. *zimmermanni* sichergestellt. Da die ssp. *zimmermanni* nach schwarzen Individuen beschrieben wurde, könnte man den Namen *hansreisseri* für die weit häufigere, braune Form als Aberrationsbezeichnung beibehalten. Um die Form der Penisröhre zu demonstrieren, veröffentliche ich meine im Jahr 1970 publizierte Zeichnung in der Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen noch einmal.

Die Entstehung auch dieser Rasse wird wohl in analoger Weise wie die der vorher abgehandelten Rassen *winkleri* und *azureola*, das heißt zur Zeit der fast gänzlichen Austrocknung des Mittelmeeres im Miozän vor etwa 5 Millionen Jahren, zu erklären sein. Eine Zeitspanne, die groß genug ist, um neue Rassen zur Entfaltung gelangen zu lassen.

Eine Entstehung aus den heute auf Kreta lebenden Populationen der *nemoralis* kann nicht angenommen werden, da diese zweite Einwanderung dieser Art erst im Jungtertiär (Pliozän, Levantinische Stufe) über die Ägäisbrücke erfolgte, ein Zeitraum, der zur Bil-

dung neuer Rassen mit Bestimmtheit nicht ausreicht. Zu dieser Ägäisbrücke sagt Holdhaus: ,,Das Areal des heutigen Ägäischen Meeres südwärts bis Kreta, bildete während des Jungtertiärs ein einheitliches Festland" und ,,der Niederbruch dieses ägäischen Festlandes erfolgte zum kleineren Teil während des oberen Pliozäns, zum größeren Teil erst während des Diluviums."



7 = Penisröhre der *Cicindela lunulata zimmermanni* (Messara, Kreta); 8 = Penisröhre der *Cicindela lunulata zimmermanni* (Iraklion, Kreta); 9 = Penisinnensackchitinleisten von *Cicindela lunulata zimmermanni* (Messara, Kreta); 10 = Chitinzahn des Penisinnensacks von *Cicindela lunulata zimmermanni* (Iraklion, Kreta). (Nach Mandl, 1970.)

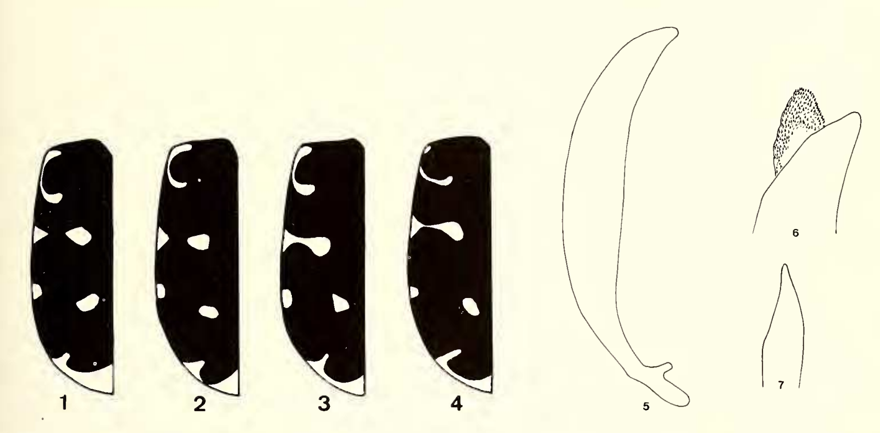
ssp. *feldsbergensis* nov.

In ,,Catalogus Faunae Austriae, Ein systematisches Verzeichnis aller auf österreichischem Gebiet festgestellten Tierarten", Teil XVa, Coleoptera, Cicindelidae und Carabidae-Carabinae, herausgegeben von der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Springer-Verlag, Wien, habe ich für ,,*cicindela lunulata* ssp. *nemoralis* Ol." den Fundort: Donau-Ufer bei Wien angeführt. Dieser Fundort liegt jedenfalls weit außerhalb der altbekannten Fundstelle im Salzsteppengebiet am Neusiedlersee und ich nahm an, daß es sich bei solchen außerhalb der biotop-gerechten Fundorte erbeuteten Exemplaren um verflogene Individuen handelt. Am Donau-Ufer und an vielen anderen in der Literatur zu findenden Orten kann natürlich nie ein neuer Lebensraum für diese Art entstehen. Anders ist es jedoch, wenn solche freiwilligen oder vom Wind vertragenen Wanderer zufällig in ein Gebiet gelangen, das ihnen einen ihrer Art entsprechenden Biotop bietet. Auch wenn nur ein einziges begattetes Weibchen ein solches Gebiet erreicht, kann es sozusagen zur Gründung einer Kolonie, das heißt zur Bildung einer fortpflanzungsfähigen Population kommen.

Ein solcher Fall scheint sich bei Feldsberg zugetragen zu haben. Feldsberg ist ein kleiner Ort, früher in Nieder-Österreich, jetzt in der Tschechoslowakei gelegen, unweit eines etwas salzhaltigen Teiches, dem sogenannten Eisgrubteich. Dort lebt oder lebte

zumindest noch vor einigen Jahrzehnten, eine an Individuen nicht allzu reiche aber sichtlich lebens- und fortpflanzungsfähige *nemoralis*-Population.

Derartige Fälle von Ausweitungen des Lebensraumes sind im Tierreich nicht selten, besonders bei flugfähigen Arten. Die mit einem solchen Fall verbundenen Aspekte wurden sorgfältig untersucht, da man genetische Erkenntnisse zu gewinnen suchte. Man nennt dieses Phänomen der Neugründung einer Kolonie durch ein einziges befruchtetes Weibchen den ,,Founder-(= Gründer-)Effekt". In Sperlich, Die Populationsgenetik, 1973, werden derartige Populationsgründungen allgemein und speziell analysiert. Sperlich zitiert Mayr, der in sechs Punkten die sich ergebenden Konsequenzen einer solchen Populationsgründung darstellt. Punkt 1: Die Founderpopulation hat wegen ihrer Kleinheit nur einen Teil der ursprünglichen genetischen Variabilität der Ausgangspopulation und Punkt 4: Neumutationen entstehen und werden wegen der inneren Veränderung des Genpools nun anders ausgelesen als in der Ausgangspopulation.



Lophyridia nemoralis feldsbergensis: 1–4 Flügeldeckenzeichnung von vier Exemplaren; 5 Penisröhrenumriß; 6 Penisendstück und mit spitzen Höckerchen besetzter erster Hautlappen des Penisinnensackes; 7 Chitinzahn im Penisinnensack.

Im Fall der Feldsbergpopulation scheint es sich tatsächlich um einen typischen Fall einer Founderpopulation zu handeln, der zur Bildung einer mikrogeographischen Rasse geführt hat. Diese Rasse besteht zu weit über 90% aus schwarzgefärbten Individuen, was nach den beiden Punkten (zu denen noch die Folgen der Inzucht sich gesellen) zu erwarten war, wenn das Gründerindividuum über das die Schwarzfärbung auslösende Gen verfügte.

Da es den Anschein hat, daß diese Population durch fortschreitende Aussüßung des als Fischteich genutzten Wassers und der dann folgenden Veränderung der Uferfauna, somit des gesamten Biotops, vermutlich aussterben wird oder vielleicht bereits ausgestorben ist, möchte ich durch diese Zeilen wenigstens ihren Fortbestand in der Literatur sicherstellen, wozu auch Beschreibung und Benennung notwendig sind.

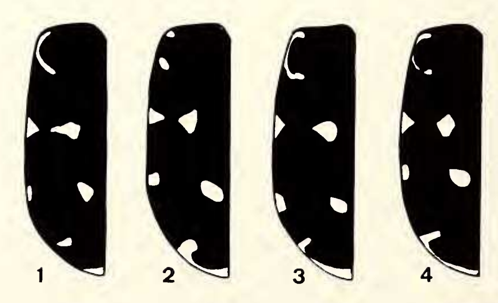
ssp. *feldsbergensis* nov. ssp.

In allen Eigenschaften der Nominatform *remoralis* Oliv. gleich, außer in der Beschaffenheit ihrer genetischen Eigenschaften. Die Farbe der Oberseite ist schwarz, ausnahmsweise schwärzlich-bronzefarben. Länge der ♂♂ 11,5 mm, Länge der ♀♀ 13 mm. Holotypus: 1♂ mit folgender Fundortsangabe: Feldsberg, N.Ö. Einige weitere Exemplare, ♂♂ und ♀♀, alle vom gleichen Fundort. In der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. Erbeutet wurden alle Tiere von einem Wiener Sammler Lach in den Jahren 1891 und 1892.

ssp. *fiorii* Grandi 1906

In seiner Beschreibung gibt Grandi (1906) viele Einzelheiten über zumeist sehr nebensächliche Eigenschaften bekannt, die wegen ihres gleichartigen Vorkommens bei anderen *nemoralis*-Rassen, vor allem der *nemoralis* s. str., zur Unterscheidung unbrauchbar sind. Ich gebe daher aus der Beschreibung nur wieder, was tatsächlich verwendbar ist, und das ist vor allem die Größe, die an 17 mm heranreicht. Die *fiorii*-Individuen sind damit um gute zwei Millimeter länger als auch bereits große *nemoralis* s. str.-Individuen etwa aus Südfrankreich, dem locus classicus dieser Art. Bemerkenswert wäre dann auch noch die Beborstung des ersten Fühlergliedes, die lange Behaarung von Teilen des Kopfes, wie der Stirn und der Wangen und die ebenfalls auffällig lange und dichte Behaarung der Halsschildunterseite. Noch eine von Grandi erwähnte Eigenschaft sei angeführt, die gegenüber den Hintertarsen längeren Hinterschienen; bei *nemoralis* s. str. sind die Hintertibien und Hintertarsen ungefähr gleich lang.

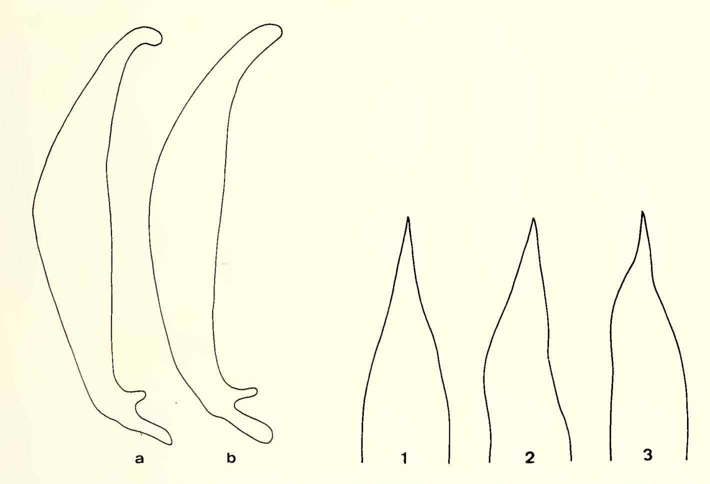
Gegenüber den matt und glatt wirkenden *nemoralis*-Exemplaren sieht die Flügeldeckenoberseite bei *fiorii* rauh und glänzender aus, was bei schwacher Vergrößerung, nicht aber bei starker, besonders deutlich wahrnehmbar ist. Die Körnelung ist gröber, die Körnchen sind spitzer und sie stehen dichter. Die Spitzen der Körnchen glänzen kupfrig. Ich erwähne diese anscheinend wenig wichtige Eigenschaft deshalb, weil sie bei der folgenden noch deutlicher in Erscheinung tritt und diese beiden dadurch von *nemoralis* s. str. recht gut unterscheidbar macht.



Flügeldeckenzeichnung von 4 Exemplaren der *L. nemoralis* ssp. *fiorii* Grandi: 1 und 2 Sardinien ohne genaueren Fundort. – 3 Sardinien, Stagno di Chio. – 4 Sardinien, Monte Albo, 20 km westlich von Siniscola.

Die Farbe der Oberseite ist ein schmutziges, etwas kupfriges Grün, das auch zumeist bei *nemoralis*-Exemplaren vorherrscht. Die Zeichnung besteht aus einer zumeist geschlossenen Humerallunula, einer ebenfalls fast immer geschlossenen Apikallunula und vier nicht allzu auffälligen Makeln auf der Scheibe, von denen die vorderen beiden manchmal durch eine dünne Linie verbunden sind. In der Zeichnung ist also auch kein wesentlicher Unterschied zu *nemoralis* vorhanden.

Die Penisröhre ist naturgemäß länger als bei *nemoralis* aber kaum weniger gekrümmt. Der Chitinzahn im Penisinnensack zeigt vor dem Ende eine abrupte Verjüngung und endigt in einer kurzen, scharfen Spitze.



Lophyridia nemoralis fiorii Grandi: a–b Penisröhrenumriß von a Sardinien, Monte Albo, 20 km westlich von Siniscola. – b Sardinien ohne nähere Fundortsangabe; 1–3 Umriß des Endstücks des Chitinzahnes im Penisinnensack 1 Sardinien, Stagno di Chio. – 2 Sardinien, Monte Albo, 20 km westlich von Siniscola. – 3 Sardinien ohne nähere Fundortsangabe.

Die Verbreitung dieser Rasse ist auf Sardinien beschränkt. Die typischen Fundorte sind die Umgebung von Cagliari und die von Oristano, genauer die Ufer der dort gelegenen Salzteiche.

Dieser Form den Status einer Art zuzuerkennen halte ich für unangebracht. Zweifellos ist sie eine vollkommen isolierte Form, was aber meiner Ansicht nach nicht unbedingt für eine solche Betrachtungsweise ausschlaggebend sein muß. Der äußere Habitus spricht für die Zugehörigkeit zu *nemoralis* als geographische Rasse, also als Subspecies, als die sie auch von allen nachfolgenden Autoren gewertet wurde.

Auch *fiorii* ist keine sehr alte Form, was aus der überaus starken Behaarung ihrer Kopfteile, hauptsächlich ihrer Stirn zu schließen ist. Ihre Entstehung wird in gleicher Weise wie die der Formen *winkleri* auf Cypern, *azureola* auf Rhodos und *zimmermanni* auf Kreta zu erklären sein. Bemerkenswert ist, daß sie nicht an den Meeresküsten Sardiniens lebt, sondern nur an den Ufern der extrem salzreichen Seen im Süden der Insel, wo auch eine industrielle Salzgewinnung erfolgt. Dieser Biotop, der sonst nirgends auf Sardinien vorhanden ist, wird auch die Erklärung dafür sein, daß diese Subspecies nicht in

der Liste jener Arten zu finden ist, die Holdhaus (1924) für das korsardinische Gebiet zusammengestellt hat. Auf Korsika kommt *fiorii* mit Bestimmtheit nicht vor, dort lebt eine andere, phylogenetisch viel jüngere *nemoralis*-Form.

Grandi gibt folgende Fundorte an: Teiche bei Paulo Pirri und Scaffa bei Cagliari und die Bodensenken bei Oristano. In meiner Sammlung habe ich noch weitere Exemplare von Bodenfurchen bei den Teichen von Chia und vom Monte Albo, 2 km westlich von Siniscola.

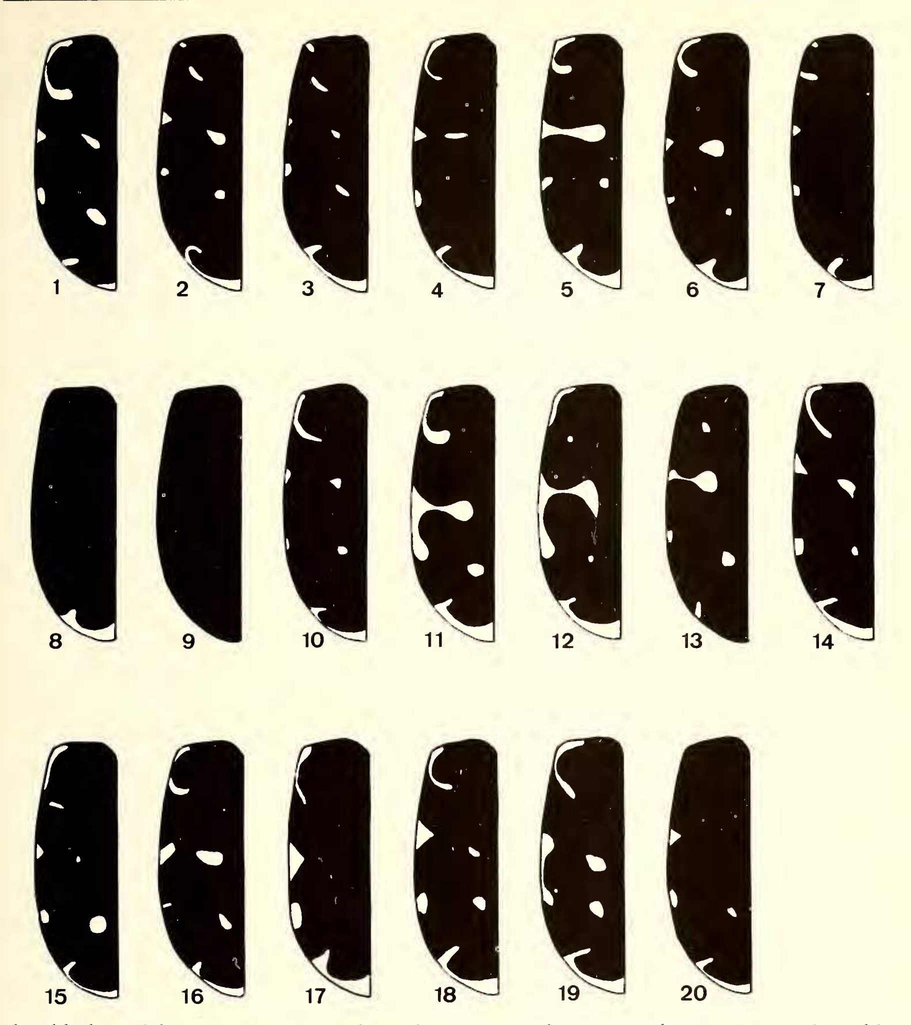
Die Penisröhre ist naturgemäß länger als bei *nemoralis*, zusätzlich auch gestreckter, das Ende ist nicht immer aber manchmal etwas winkelig abgebogen, was diesem Organ ein in dieser Gruppe einzigartiges Aussehen verleiht. Der Chitinzahn ist normal zugespitzt, etwa wie bei *nemoralis*, zeigt aber öfters auch eine eigenartige Abweichung: Das Endstück ist dann abrupt verjüngt und etwas abgebogen.

Die heutige Isolierung dieser Rasse auf Sardinien würde den Status einer Art vielleicht rechtfertigen, doch war in früheren erdgeschichtlichen Perioden eine Landverbindung und damit auch eine Vermischungsmöglichkeit mit der nördlich von ihr siedelnden *nemoralis* mit Sicherheit gegeben. Das Produkt dieser Vermischung ist die Form *quadripunctata* Rossi. Aus diesem Grund habe ich mich dem von allen Autoren nach Grandi eingenommenen Standpunkt angeschlossen und stufe *fiorii* Grandi weiterhin als Rasse zu *nemoralis* Oliv. ein.

ssp. *quadripunctata* Rossi 1790

Auf dem festländischen Italien lebt eine andere Form dieser Art, die zwar nicht die Größe der *fiorii* erreicht, aber doch eindeutig länger als eine normale *nemoralis* ist. Sie steht mit ihren 15 bis 16 mm Länge genau in der Mitte der beiden anderen Formen. Die wenig präzise Beschreibung Rossis wurde von Grandi in der Rivista Coleotterologica Italiana im Wortlaut wiedergegeben, so daß eine neuerliche Wiederholung sich erübrigt. Ich werde nachstehend das Wichtigste aus ihr hervorheben, was eine Abgrenzung gegen die Nachbarrassen halbwegs möglich macht.

Die Oberseitenfarbe ist etwa so wie bei *nemoralis* s. str. oder auch *fiorii*, ihre Variationsbreite ist aber weit größer. Es existieren rein grüne, kupfrigrote und auch schwarze Individuen. Die Zeichnung ist bei mittelitalienischen Exemplaren ziemlich konstant und besteht aus je einem geschlossenen Humeral- und Apikalmond, sowie vier getrennten Makeln auf der Flügeldeckenscheibe. Eine fadenartige Verbindung der beiden vorderen Makeln kann stattfinden, ist aber selten. Die Humeral- und die Apikallunula können in zwei Makeln getrennt werden und es kann jede von ihnen, einzeln oder auch beide, vollends verschwinden. Auch die vier Makeln in der Flügeldeckenmitte können teilweise oder ganz verschwinden. Grandi bildet alle diese Möglichkeiten auf seiner Tafel ab. Im Extremfall ist die Flügeldecke vollkommen ungefleckt. Aus der Provinz Toscana sind meines Wissens solche Mancoausbildungen nicht bekannt geworden, sie werden aber um so häufiger, je weiter nördlich gelegene Populationen man untersucht. Sie sind in Venedig, besonders aber auf der Insel Grado schon recht häufig aufzufinden und auffallenderweise neigen gerade diese Populationen auch zur Farbabänderung.

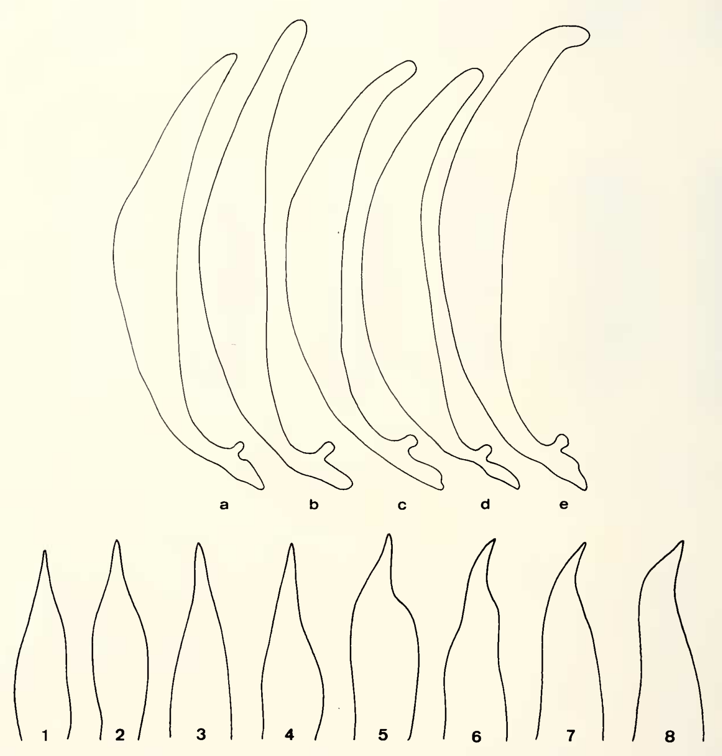


Flügeldeckenzeichnung von 20 Exemplaren der *L. nemoralis* ssp. *quadripunctata* Rossi: 1 bis 3 Corsica, ohne nähere Fundortsangabe. – 4 ohne Fundortsangabe. – 5 bis 9 Insel Grado. – 10 ohne Fundortangabe. – 11 bis 17 Insel Grado. – 18 u. 19 Toscana. – 20 ab. *venatoria* Poda, nach der Beschreibung gezeichnet (ohne Fundortsangabe).

Die Körnelung der Flügeldeckenoberseite ist bei dieser Form noch stärker ausgeprägt, als bei *fiorii*. An den Verbreitungsgrenzen verflachen aber die Körnchen und die Oberseite wird matt wie bei *nemoralis*. Solche stark gekörnelte Individuen sind nicht in der Toscana, sehr häufig hingegen um Venedig oder auf der Insel Grado zu beobachten.

Auch diese Form wurde von Rossi als Art beschrieben. Als locus classicus sind die Provinzen Florenz und Pisa (Fauna Etrusca) angegeben. Sie reicht im Norden bis an die Grenze Italiens bei Triest, im Süden weiß ich keine bestimmte Grenze zu nennen. Sicher ist, daß bei Trebisacce, an der Jonischen Küste Calabriens, bereits *nemoralis* s. str. erscheint, kenntlich an ihrer matten Oberseite.

Das eigenartige, heute zerrissene Siedlungsgebiet (Korsika, Mittel- und Norditalien) hat seinen Ursprung in der jüngeren geohistorischen Vergangenheit. Holdhaus (1924) schreibt: „Die Insel Elba ist ein erhaltengebliebener Rest der alten Landbrücke, welche die korsardinische Masse mit dem italienischen Festland verband und den Faunenaustausch zwischen beiden Gebieten vermittelte." In einem anderen Kapitel beschäftigt sich Holdhaus mit den Transgressionen des Meeres und deren Folgen hinsichtlich der Gestaltung der mittleren Appenninenhalbinsel: „Der südliche Appennin war noch im Pliozän durch mehrere, seine ganze Breite durchziehende, transgressive Meeresarme in Inseln zerlegt." Diese Inseln waren also die Brücken, die der *nemoralis*-Rasse von Korsika das Hinüberwechseln zum italienischen Festland ermöglichte oder vielleicht auch umgekehrt, weil es nicht feststellbar ist, wo diese Rasse entstanden ist. Ich nehme aber an in Korsika, weil dort die Populationen der *quadripunctata* nur sehr wenig variieren, während sie, je weiter westlich sie leben, um so stärker in Zeichnung und Farbe abändern, damit ihr jugendliches Alter verraten. Erst mit der Verlandung der Meere entstand dann ein einheitliches Festland und die vordem durch die Meeresarme an einer Ausbreitung gehinderten Populationen konnten nun sowohl nach Norden wie nach Süden wandern



Lophyridia nemoralis quadripunctata: Penisröhrenumriß von a–c Insel Grado. – d Corsica ohne nähere Fundortsangabe. – e Corsica, Damry. – 1–8 Umriß des Endstücks des Chitinzahnes im Penisinnensack: 1–6 Insel Grado. – 5–6 Corsica ohne nähere Fundortsangabe. – 7 Corsica, Ajaccio. – 8 Toscana.

und sich mit den dort ansässigen Populationen der von der anderen Seite der Adria gekommenen *nemoralis* s. str. vermischen. Damit wären die unscharfen Grenzen der ssp. *quadripunctata* zwanglos erklärt.

Die nahe Verwandtschaft der *quadripunctata* mit *fiorii* ist offensichtlich und verständlich, da Korsika und Sardinien im Miozän eine einheitliche Landmasse darstellten, die auch heute noch nur durch die maximal 200 m tiefe Straße von Bonifacio getrennt ist. Gemeinsam ist beiden Rassen die dichtbehaarte Stirn, ein gleichfalls stark behaartes, erstes Fühlerglied und die grobe Flügeldeckenskulptur. Auch die Penisröhre ist bei manchen Individuen der *quadripunctata* an der Spitze abgebogen, wie bei *fiorii*-Exemplaren. Auffallend ist auch die Form des Chitinzahns, der zur Zackenbildung neigt.

Sowohl *nemoralis* Oliv. wie auch *quadripunctata* Rossi sind im gleichen Jahr beschrieben und publiziert worden. Die Frage nach der Priorität steht aber heute nicht mehr zur Debatte, da der Artikel 23(b) der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur das Prioritätsgesetz insofern einschränkt, als ein Name, der länger als 50 Jahre unbenutzt geblieben ist, als vergessener Name zu betrachten und nicht verfügbar ist. Da dies zweifelsohne für den Namen *quadripunctata* Rossi zutrifft, bleibt es bei dem Namen *nemoralis* Oliv. für diese Art.

aberr. *venatoria* Poda 1761

Podas Beschreibung lautet: „C. viridis, elytris punctis tribus subluteis cum lineola apicum concolore, pectore pedibusque aeneis. Elytra elegentius viridis, ac in praecedentibus *(campestris* und *germanica).* Puncta duo ad marginem exteriorum dupla major praecedente *(germanica)*".

Die Beschreibung stammt aus Insecta Musei Graecorum, p. 12. In der Einleitung heißt es: „... Insectorum partem maximem, que ad Graeciam intra tricennium fere capta sunt..." Woraus also hervorgeht, daß nicht alle in dieser Abhandlung beschriebenen Insekten aus Griechenland stammen müssen, die vorliegende, *Cicindela venatoria,* z. B. mit Sicherheit nicht.

Die Beschreibung bezieht sich also auf eine *Cicindela*-Art, die rein grün wie *Cic. campestris* ist, und als Zeichnung eine Apikallunula und drei Makeln auf der Flügeldeckenscheibe besitzt, zwei am Seitenrand, eine in der Mitte. Eine derartige Zeichnung weisen nur Exemplare der *lunulata*-Gruppe auf, die grüne Farbe und die fehlenden Makeln deuten auf *quadripunctata,* der die Humerallunula und, wahrscheinlich die vordere, Scheibenmakel fehlt (teste W. Horn 1891).

Cicindela venatoria Poda, 1761 beschrieben, ist zweifellos der älteste Name einer Form dieser Art und hätte eindeutig Priorität vor *quadripunctata* Rossi 1790 und *nemoralis* Olivier 1790. Nach dem vorhin Gesagtem ist aber auch *venatoria* Poda als ein vergessener Name zu betrachten und kann ebenfalls nicht an Stelle des Namens *nemoralis* Oliv. treten.

Individuen, auf die die Beschreibung Podas paßt, kommen nur im Verbreitungsgebiet der *quadripunctata* Rossi vor, und da hauptsächlich in dem Raum zwischen Grado

und Triest. Es ist anzunehmen, daß auch das Individuum Podas aus diesem Raum stammen dürfte.

Diese Aberration habe ich als einzige nur deshalb erwähnt, weil sie die ältestbeschriebene Form aller zur Art *nemoralis* gehörigen Formen ist und daher die Frage nach der Priorität aufgeworfen hätte werden können. Die Einschränkung des Artikels 23(b) regelt nun auch diese Frage endgültig.

Schlußbetrachtung

Die zur *lunulata*-Gruppe gehörigen Formen stehen untereinander in so naher Verwandtschaft, daß sie innerhalb der Gattung *Lophyridia* eine eigene Gruppe bilden. Der systematische Wert der einzelnen Formen ist allerdings nicht der gleiche, doch bedingt durch die Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur müßten sie als gleichwertige Subspezies einer Art bezeichnet werden. Dabei ist ihr phylogenetisches Alter grundverschieden. In dieser Zwangslage ist als beste Lösung folgende zu empfehlen: Die ganze Gruppe wird in vier Arten zerlegt, wobei jede von ihnen wieder in eine kleinere oder größere Anzahl von Unterarten zerteilt wird.

Das Evolutionszentrum ist mit ziemlicher Sicherheit der turkmenisch-iranische Raum, von dem aus die dort entstandenen Formen sich nach verschiedenen Richtungen ausgebreitet haben. Begünstigt durch die erdgeschichtliche Entwicklung im mittleren und jüngeren Tertiär konnten weite Räume besiedelt werden, die ihre Grenzen einerseits am Pazifik, andererseits am Atlantik fanden. Das für diese Cicindelinen-Gruppe wohl von entscheidenster Bedeutung gewesene Ereignis war die Austrocknung des Mittelmeeres im Miozän. In diesem Raum konnte sich eine Vielzahl neuer Formen entfalten, von denen sich wahrscheinlich nur ein Bruchteil nach dem Wiedereinströmen des Meeres an den Küsten und auf den großen Inseln erhalten konnte. Das äußere Erscheinungsbild dieser Formen ist von so einheitlichem Gepräge, daß auch Systematiker mit geschultem Blick sich täuschen ließen und die ganze Gruppe als eine einzige Art betrachteten. Es muß zugestanden werden, daß die Unterscheidung und Zuteilung der vielen Formen zu den einzelnen Arten nicht gerade immer leicht ist. Zumeist müssen sehr subtile Merkmale, wie die Behaarung einzelner Körperteile, die relative Länge der Hinterschienen und -Tarsen und die Gestaltung des Penisinnensacks und seiner Chitinleisten zu diesem Zweck herangezogen werden. Dies mag erklären, warum gerade diese Gruppe von Cicindelinen hinsichtlich ihrer Systematik einem Chaos sehr nahe kam.

Zwei Dinge waren es, die eine Klärung der systematischen Zusammenhänge verhinderten: Erstens die Unmöglichkeit, mit den herkömmlichen Methoden die einzelnen Formen voneinander zu unterscheiden und zweitens die Nichtbeachtung erkannter erdgeschichtlicher Fakten, wie Landbrücken, Meerestransgressionen und Verlandungen. Die Trennung der Formen gerade dieser Gruppe mit Hilfe genitalmorphologischer Untersuchungen verlangt eine mühevolle Arbeit an einer in die Hunderte gehenden Masse von Individuen, die unabdingbar ist, durch die gewonnenen Erkenntnisse aber belohnt wird.

Das erwähnte Ereignis der Austrocknung eines Meeresbeckens von so großem Ausmaß schuf Wanderungsmöglichkeiten und Besiedelungsbedingungen auch für andere Cicindelinen-Arten, die nun unter einem ganz neuen Blickwinkel studiert werden können. Ich denke da in erster Linie an *Cicindela campestris* L., die ähnlich wie die hier abgehandelten Arten der *lunulata*-Gruppe auch auf jeder großen Insel des Mittelmeeres mit einer eigenen Rasse vertreten ist, während die Nominatform in einheitlicher Ausbildung einen Lebensraum von Tibet bis zum Atlasgebirge besiedelt.

Nur andeutungsweise möchte ich noch einige Arten der Familie Cicindelidae erwähnen, deren Verbreitungsgebiet rätselhaft oder unerklärbar erschien: *hispanicaturcica; circumdata-imperialis; aphrodisia-panormitana* und ihre Populationen auf Rhodos und Cypern; *litorea* und ihre Population auf Kreta, was eigentlich nicht sein dürfte, weil eine Landverbindung Nordafrika-Kreta nach Ansicht der Geologen (siehe auch Holdhaus) niemals bestanden hat; und ganz zum Schluß noch drei „Arten", die miteinander in Verbindung zu bringen noch keinem Cicindelidenforscher in den Sinn gekommen wäre: *deserticoloides-pseudodserticola* und die erst jüngst entdeckte *eiselti.* Die genannten Gruppen und noch eine Anzahl anderer in analoger Weise zu behandeln, wie in vorliegender Studie die *lunulata*-Gruppe, wird eine lohnende Aufgabe für die Zukunft sein.

Zusammenfassung

Die bisher als *Cicindela lunulata* F. bezeichnete „Art" ist eine Superspecies, also ein Formenkreis, der aus mehreren Arten und Unterarten besteht, die durch herkömmliche Methoden nicht oder nicht sicher unterscheidbar sind. Morphologische, selbst genitalmorphologische Untersuchungen, führen nicht zum Ziel. Daß es sich bei diesem Formenkreis nicht um nur eine Art handeln kann, wird schon dadurch zur Gewißheit, daß sein Verbreitungsgebiet vom Atlantischen bis zum Pazifischen Ozean und von Nord-Afrika bis etwa zum 50. nördlichen Breitengrad reicht, also ein Gebiet von rund 103 Längengraden und 20 Breitengraden umfaßt. Dabei sind alle Arten und Unterarten auf einen ganz bestimmten Biotop angewiesen: Sie leben ausschließlich an den Küsten von Meeren, an Seeufern, an Salzlachen und feuchten Salzsteppen. Allein die verschiedenartigen klimatischen Bedingungen in diesem ungeheuer großen Raum, aber auch die Art und die Konzentration der Salze dieser Gewässer muß auf die Uferflora und auf die von ihr abhängige Kleintierfauna, die Nahrung der Cicindelen, ganz unterschiedlich eingewirkt haben, so daß die Bildung einer Vielzahl von Formen die Folge gewesen sein mußte.

Das Entstehungszentrum dieses Formenkreises kann nur dasselbe gewesen sein, wie das der anderen nächstverwandten Formen, die als die *Lophyridia*-Artengruppe zusammengefaßt wird. Es ist der turkmenisch-iranische Raum. Die Ursprungsart der Formen der *lunulata*-Gruppe war sicher seit dem ausgehenden Eozän, als das Land vom Meer freigegeben wurde, in diesem Raum angesiedelt. Von dort aus fand die Ausbreitung in südöstlicher und nordöstlicher Richtung bis zum Pazifik einerseits, in südwestlicher und nordwestlicher Richtung bis zum Atlantik andererseits statt. Die an diesen Ausbrei-

tungswegen siedelnden Populationen als Arten anzusehen, scheint, soweit sie durch erhebliche Lücken voneinander getrennt sind, gerechtfertigt. Bei den an der ostasiatischen Pazifikküste und an den Seeufern in der Mongolei lebenden Populationen kann dies kaum in Frage gestellt werden. Trotzdem werde ich das nicht tun, weil erstens die nahe Verwandtschaft der ostasiatischen Form *peipingensis* mit der schwarzen Aberration der *littoralis* s. str. so auffällig ist, daß ohne Kenntnis des Fundortes eine Zuordnung zu der einen oder der anderen Form unmöglich ist. Auch die Form *conjunctepustulata* ist bereits so erstarrt, daß für sie der Status einer Art aus systematischer Sicht gerechtfertigt wäre. Aber auch in diesem Fall habe ich davon Abstand genommen und zwar aus phylogenetischen Gründen. Die für diese Form charakteristischste Eigenschaft, die kurze, stark gekrümmte und an der konkaven Seite ausgebauchte Penisröhre kommt in gar nicht so seltenen Fällen auch bei *littoralis* s. str.-Individuen vor, also in einem Tausende Kilometer entfernten Raum (Südfrankreich).

Etwas zweifelhaft könnte die Auffassung als Art bei den westwärts gewanderten Formen *littoralis* und *nemoralis* sein. Daß beide Formen eine gemeinsame Ursprungsform haben müssen steht wohl außer Frage. Die Ausweitung des Lebensraumes der beiden Abkömmlinge scheint nach dem heutigen Verbreitungsbild ringförmig vorsichgegangen zu sein, etwa wie bei dem klassischen Beispiel der Kohlmeise. Während bei dieser am Ausgangspunkt der Wanderung eine Form steht, deren Populationen zum Teil eine nördliche, zum Teil eine südliche Ausbreitungsrichtung nach Osten einschlugen (das zentralasiatische Gebiet dabei auslassend) und sich heute dort beim Aufeinandertreffen wie zwei Arten verhalten, ist es bei dieser *Cicindela* genau umgekehrt. Die Ausbreitung fand über das ausgetrocknete Mittelmeerbecken statt, wohl auch auf zwei Wegen; einem mehr nördlichen und einem mehr südlichen Weg, aber die Populationen standen stets in gegenseitigem Kontakt, der Genfluß war in beiden Richtungen gegeben. Und so finden wir noch am Endpunkt der Ausbreitung Populationen, die man weder der einen Art *(littoralis)* noch der anderen Art *(nemoralis)* mit Sicherheit zuordnen kann. Allem Anschein nach sind es Mischformen. Ob eine solche Vermischung heute noch stattfinden kann, oder ob sie am Ausgang des Tertiärs stattgefunden hat, ist vorläufig nicht feststellbar. Andererseits ist aber in dem Raum, von dem aus die Ausbreitung ihren Anfang nahm, die Separatentwicklung heute bereits so weit fortgeschritten, daß man, sogar auf Grund morphologischer Eigenschaften, eine Trennung in zwei Arten vornehmen muß. Der Genfluß scheint also bald nach der beginnenden Zweiteilung der Ursprungsform unterbunden gewesen zu sein.

Die Formen *lunulata* F. und *littoralis* F. als Arten zu bezeichnen ist seit der Feststellung, daß sie sympatrisch sind (Cassola 1973), die logische Folge dieser Tatsache.

Eine Besonderheit, der ich bei diesem Formenkreis zum ersten Mal begegnet bin, ist folgende Beobachtung: Vorläufig bei drei der vier Arten habe ich Minipopulationen festgestellt, die auf kleinstem, engumgrenzten Raum, vollkommen isoliert von einer sie umgebenden Form leben. Zum Teil sind sie von mir in früheren Publikationen schon beschrieben worden, zum Teil wurden sie in der vorliegenden Arbeit beschrieben. Ich führe sie nachstehend, immer im Zusammenhang mit der sie jeweils umgebenden Rasse an.

Außerdem bestehen die Populationen bei vier der nachstehend angeführten fünf Rassen überwiegend oder ausschließlich aus blauen oder schwarzen Individuen. Diese Beobachtung ist einer Analyse wert.

L. littoralis ssp. *afghana* Mandl lebt im afghanischen Hochland, am Quellfluß des Helmand einerseits und in der weiteren Umgebung von Kabul in beträchtlicher Meereshöhe. Beide Orte liegen am Südrand des Verbreitungsgebietes der ssp. *conjunctepustulata* der gleichen Art. Beide Populationen sind individuenarm und alle 13 bekannten Exemplare sind blau, violett oder schwarz.

L. lunulata ssp. *reductemaculata* Mandl ist nur von einer einzigen Fundstelle in der Umgebung von Bengasi in der Cyrenaika, Libyen, bekannt. Sonst leben in der Umgebung dieser Stadt ausschließlich Populationen der Art *littoralis* F. s. str. Die wenigen bekannten Exemplare dieser Form sind blau oder schwarz bis auf ein einziges dunkelkupferbraunes Individuum. Der Fundort liegt weit abseits des Vorkommens der *lunulata* s. str. und anscheinend nicht in den sogenannten Schotts wie diese.

L. nemoralis ssp. *azureola* nov. ist eine Minipopulation dieser Art, die in der Nähe des Hafens von Lindos auf Rhodos entdeckt wurde. Sonst ist auf dieser Insel nur die ssp. *winkleri* Mandl der gleichen Art aufzufinden. Es existieren nur zwei Exemplare dieser Form, die beide blau sind. *Azureola* ist an ihrem einspitzigen Chitinzahn im Penisinnensack leicht von der ssp. *winkleri,* die einen zweispitzigen Chitinzahn besitzt, zu unterscheiden.

L. nemoralis ssp. *zimmermanni* Mandl lebt in einem relativ kleinen, ca. 50 zu 80 km großen Raum im Binnenland von Kreta. Sie scheint nicht an der Meeresküste vorzukommen, hingegen ist sie an den Ufern des einzigen Süßwassersees auf Kreta in einer ziemlich individuenreichen Population zu finden. Die Individuen dieser Population sind kupferbraun, bei anderen in dieser Zone lebenden Populationen kommen schwarze Individuen vor. In allen übrigen Teilen von Kreta kommt nur die Nominatform vor, allerdings nur an den Meeresküsten, wodurch ein Zusammentreffen der beiden Formen nicht möglich ist. Dadurch scheint die Rasse *zimmermanni* vor der Konkurrenz der an allen Küsten in Massenpopulationen vorkommenden *nemoralis* s. str. sicher zu sein.

L. nemoralis ssp. *feldsbergensis* nov. kommt in einer Minipopulation nur an den Ufern des kleinen Eisgrubteiches bei Feldsberg, ehemals in Niederösterreich, jetzt in Mähren (Č.S.R) gelegen, vor. Das Teichwasser soll früher etwas salz- oder sodahaltig gewesen sein, heute ist es ausgesüßt. Ob diese Form dort noch anzutreffen oder bereits ausgestorben ist, ist mir unbekannt. Alle Individuen, die ich gesehen habe, sind bis auf ein einziges schwarzbraunes, schwarz.

Vier dieser fünf Minirassen sind also blau oder schwarz, eine bei Populationen von anderen Rassen äußerst selten als Aberration auftretende Farbe, ist aber, wie jede andere neu auftretende Eigenschaft, eine Mutation. Bei Cicindelinen-Arten ist die Farbe der Oberseite keine Pigmenteinlagerung, sondern eine optische Erscheinung, hervorgerufen durch die Interferenz der von der Ober- und Unterseite einer hauchdünnen Sekretschicht auf der Flügeldecke reflektierten Lichtstrahlen. Je dünner diese Schicht ist, desto dunkler ist die Farbe, bei Fehlen der Schicht erscheint die Oberseite schwarz. Abgeschieden wird

diese reflektierende Schicht von sehr dicht stehenden Sekretdrüsen und hat die Aufgabe, die Einwirkung des Sonnenlichts durch Reflexion in Grenzen zu halten, ist also für nur im grellen Sonnenlicht aktive Tiere von lebenswichtiger Bedeutung. Die Schädigung der Sekretdrüsen ist zweifellos eine sich negativ auswirkende Mutation, die, wenn sie bei Kleinstpopulationen auftritt, infolge der bei solchen vorliegenden Inzucht, letzten Endes von letaler Folge für die Rasse sein kann.

Man könnte hier mit Recht einwenden, daß die Individuen aller *lunulata* F.-Populationen schwarz sind und ebenso auch ein Großteil der Individuen der *littoralis* F.-Populationen in Spanien und Frankreich, ohne daß von einer Schädigung etwas zu bemerken wäre. Anscheinend hat nun erstere eine schädigende Sonnenstrahlenwirkung dadurch verhindert, daß sie diese durch die Ausbildung einer glänzenden Oberfläche kompensierte. Bei letzterer hingegen mag eine außergewöhnlich hohe Luftfeuchtigkeit ihres Biotops diese Schutzwirkung übernommen haben. Diesbezüglich sei auf W. Horn verwiesen, der die Bildung schwarzer Aberrationen bei Cicindelen im Gebirge (Nebelbildung) und in Sumpfgebieten (extrem hoher Wasserdampfgehalt) gehäuft feststellen konnte.

Zur Frage, ob solche Formen benannt werden sollen oder nicht, diene folgende Überlegung: Alle oben genannten Formen sind völlig isolierte Populationen, die von anderen Rassen oder Arten umgeben sind, was ja letzten Endes erst zur Ausbildung dieser distinkten Rassen geführt hat. Die Erscheinung der Ausbildung von Rassen mit Kleinstpopulationen ist Populationsgenetikern schon lange bekannt, nicht bei Käfern, wohl aber bei Schnecken und besonders bei Pflanzen. Die Botaniker sprechen von einem Ökotyp und verstehen darunter ,,... eine Form, die sich in einem gegebenen Areal unter der selektiven Einwirkung der vorliegenden ökologischen Gegebenheiten entwickelt hat...". Von Zoologen wird hiefür der Ausdruck ,,mikrogeographische Rasse" gebraucht. Ob die Individuenzahl groß oder klein ist, spielt dabei keine Rolle. Geographische wie mikrogeographische Rassen werden mit Namen bezeichnet.

Es ist zu erwarten, daß in manchen Musealsammlungen noch weitere solche mikrogeographischen Rassen sich unerkannt vorfinden. Die vorstehenden Zeilen mögen dazu beitragen, alte Bestände daraufhin zu durchsuchen.

Literatur

Ali, H. A. 1978: Faunistic Study of Cicindelidae (Coleoptera) of Iraq and Southwest Asia. – The Coleopterists Bulletin, 32 (1): 1–20.

Antoine, M., 1951: Sur le demembrement du genre *Cicindela*. – Revue Francaise d'Entomologie 18: 88–91.

— — 1955: Coléoptères Carabiques du Maroc. I. – Mémoires de la Société des Sciences Nat. et Phys. du Maroc & Rabat), p. 1–647.

Cassola, F. 1972: Studi sui Cicindelidi – V. Il popolamento della Sardegna. – ,,Studi Sassaresi", Sez. III – (Annali della Facoltá di Agraria dell' Università di Sassari, 20: 3–42, 4 Tafeln (Verbreitungskärtchen mit 56 Fundorten).

— — 1973: Etudes sur les Cicindèlides. VI. Contribution à la Connaissance des Cicindèles du Maroc. – Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physique du Maroc. 53: 260–264.

Castelnau, Comte de, M., 1840: Histoire Naturelle des Insectes. Coléoptères.
Csiki, E., 1946: Die Käferfauna des Karpaten-Beckens, Band I: Allgemeiner Teil und Carabidae. – Naturwissenschaftliche Monographien IV. Budapest.
Dokhtouroff, W., 1887: *C. littoralis* var. *conjunctae-pustulata* var. n. Voyage en plateau du Thibet septentrional. – Horae Societas Entomologicae Rossicae 21: 438 (Insecta in itinere Cl. N. Przewalsky in Asia Centrali Nobissima lecta. X. Cicindelidae).
Fabricius, J. Ch., 1781: Species Insectorum p. 284 (lunulata).
— — 1787: Mantissa Insectorum, Tom. I, p. 185 (littoralis).
— — Entomologia Systematica, Tom. I, p. 172 (lunulata).
— — 1792: Entomologia Systematica, Tom I, p. 172 (littoralis).
— — 1801: Systema Eleutheratorum, Tom. I, p. 235 (littoralis).
— — 1801: Systema Eleutheratorum, Tom. I, p. 236 (lunulata).
Franz, H., 1970: Die geographische Verbreitung der Insekten. In: Handbuch der Zoologie, IV. Bd. Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta. 2. Auflage. 1. Teil: Allgemeines. W. de Gruyter, Berlin.
Grandi, G., 1906: Sulle *cicindela lunulata* Fabr. ed aulica Dej. e sulle varietà e distributione in Italia. – Rivista Coleotterologica Italiana, 4. (4): 85–107, 1 Tafel.
Gvirtzman, G. u. Buchbinder, B., 1977: The Desiccation Events in the Eastern Mediterranean during Messinian Times as compared with other Miocene Desiccation Events in Basins around the Mediterranean. – Int. Symp. on the structural History of the Medeterranean Basins. Split, Yugosl. 25.–29. Oct. 1976. B. Biju. Duval and L. Montadert Eds. Editions Technip, Paris.
Holdhaus, K., 1924: Das Tyrrhenisproblem. – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 37: 1–200.
Horn, W. und Roeschke, H., 1891: Monographie der paläarktischen Cicindelen, p. 159–163, Taf. VI, fig. 7a–h, Berlin.
— — 1926: Coleopterorum Catalogus von W. Junk u. S. Schenkling, Pars 86. Carabidae: Cicindelinae. Berlin.
Hsü, K. J., 1974: The Miocene Desiccation of the Mediterranean and its Climatical and Zoographical Implications. – Naturwissenschaften 61: 137–142, Springer-Verlag.
— — 1979: Als das Schwarze Meer austrocknete. Spektrum der Wissenschaft, p. 31–41 (Mai 1979) Spektrum d. Wisschft.-Verlag-Weinheim.
Jeannel, R., 1946: Coléoptères Carabiques de la Région Malgache. – Faune de l'Empire Francais 6: 164–165, Paris.
Jacobson, G. G., 1905: Die Käfer von Rußland und Westeuropa, p. 193–194. Devrien-Verlag, Sankt Petersburg. (russisch)
Kolbe, H., 1935: Biogeographische Bemerkungen zu K. Mandls Abhandlung über *Cicindela lunulata* Fabr. und ihrer Rassen auf Grund meiner Theorie der morphologisch-progressiven Tierverbreitung. – Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie, 2: 114–121.
Kraatz, G., 1890: Über *Cicindela maura* und andere. – Entomologische Nachrichten, 16 (9): 137.
Mandl, K., 1934: *Cicindela lunulata* Fabr. und ihre Rassen. – Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie aus Berlin-Dahlem, I, (2): 124–129 (3): 239–246.
— — 1939: Geographische Verbreitung Rassenbildung und Verbreitungswege der europäischen Cicindelaarten. – VII. Internationaler Kongreß für Entomologie, Berlin 1938. Erschienen 1939, p. 268–291, 4 Tafeln.
— — 1953: Die Ergebnisse der Österreichischen Iran-Expedition 1949/1950. Coleoptera I. Teil (Cicindelidae, Carabidae (Genera *Carabus* und *Calosoma*). – Sitzungsberichte der Österr. Akademie der Wissenschaften, Abt. I, 162 (1 u. 2): 53–59.
— — 1955: The 3rd Danish Expedition to Central Asia. Zoological Results 16. Cicindelidae aus Afghanistan. – Vidensk. Medd. fra naturh. Foren, 117: 267–269.
— — 1957: Ergebnisse der Dr. Löfflerschen Iran-Expedition 1956. – Anzeiger der math.-naturw. Klasse der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Jahrg. 1957, Nr. 15: 328–332.

— — 1958: Neue Cicindeliden aus meiner Sammlung. 5. Bericht. – Koleopterologische Rundschau, 36: 23.

— — 1965: Ergebnisse der zoologischen Forschungsreisen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei, I. 23. *Cicindela, Calosoma, Carabus.* – Rovartani Közlemények (Folia Entomologica Hungarica, ser. nov.) 17 (9): 163–165.

— — 1965: Ergebnisse der zoolog. Forsch. v. Dr. Z. Kaszab i. d. Mongolei. – Annales Historico Naturalies Musei Naturalis Hungarici, Pars Zoologica. 57: 241–243.

— — 1967: Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. – Časopis Morávského Musea (Acta Musei Moraviae), 52, Supplementum: 35–52.

— — 1967: Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei. Cicindelidae und Carabidae-Carabini. – Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien, 70: 379–386.

— — 1968: Cicindelidae und Carabini (Carabidae) IV. – Ergebn. d. Zool. Forsch. von Dr. Z. Kaszab i. d. Mongolei. – Reichenbachia (Staatl. Mus. f. Tierkde. in Dresden) 9 (32): 281–285.

— — 1969: 178. Cicindelidae und Carabini (Carabidae) V. Erg. d. zool. Forschung v. Dr. Z. Kaszab i. d. Mongolei. – Faunistische Abhandlungen (Staatl. Museum f. Tierkde. i. Dresden) 3 (1): 1–4.

— — 1970: Neue Cicindeliden-Formen aus der Sammlung des zoologischen Museums der Humboldt-Universität zu Berlin. – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischen Entomologen, 22 (3): 74–75.

— — 1974: Die Cicindeliden-Ausbeute der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition 1964. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, 50 (1): 137–138.

Rivalier, E., 1950: Demembrement du genre *Cicindela* Linné (Travail préliminaire limité à la faune paléarctique). – Revue Francaise d'Entomologie, 17, (4): 237–238.

— — 1967: Contribution à la Faune de l'Iran. 5. Coléoptères, Cicindelidae. – Annales de la Société Entomologique de France, N. S. 3: 1100.

Sahlberg, J., 1913 (1912–13): Coleoptera mediterranea orientalia. – Öfersigt af Finska Vetenskaps Societatens Förhandlinger 55, A (no 19): 3.

Schatzmayr, A., 1936. Risultati scientifici della espedizione entomologica di S. A. R. il Principe Alessandro Della Torre e Tasso in Egitto e nella penisola del Sinai. – Publ. Mus. Entom. „Pietro Rossi", Duino, 1: 1–114.

Schilder, F. A., 1952: Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Jena.

— — 1953: Studien zur Evolution von *Cicindela*. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Mathem.-Naturwiss. Klasse 3 (7): 539–576.

Tschitscherin, T., 1903: Mémoire sur les Cicindelides des voyages de N. Zarudny dans la Perse orientale. – Horae Societas Entomologicae Rossicae, 36: 1–21.

Vives ı Duràn J. & Vives i Noguera, E., 1972. Coleòpteros halófilos de Los Monegros. – Bol. Agr. esp. Entom., 2: 205–214.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Karl Mandl,
Weißgerberlände 26/13,
A-1030 Wien